Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 315	89 S., 17 Taf., 7 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 28. 2. 2002

Garantiana- und frühe Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, SW-Deutschland) mit Bemerkungen zur Phylogenie der Ammonitengattung *Garantiana* Mascke, 1907

Garantiana and early Parkinsoni Zones (Upper Bajocian, Middle Jurassic) of the Ipf area (Swabian Alb, SW Germany) with remarks on the phyletic evolution of the ammonite genus *Garantiana* Mascke, 1907

Von Volker Dietze, Riesbürg, Günter Schweigert, Stuttgart,
John H. Callomon, London und Henri Gauthier, Paris

Mit 17 Tafeln, 7 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

The ammonites of the Garantiana and early Parkinsoni Zones (Upper Bajocian, Middle Jurassic) in the Ipf area of eastern Swabia are described on basis of new material collected bed by bed. A succession of 6 ammonite faunal horizons can be recognized in the interval from the middle Garantiana Zone (Garantiana Subzone: faunal horizons of *Garantiana suevica*, *G. subgaranti*; Tetragona Subzone: faunal horizons of *G. wetzeli*, *G. tetragona*) to the early Parkinsoni Zone (Acris Subzone: faunal horizons of *Parkinsonia subarietis* α and *P. subarietis* β). This provides new insights into the phylogeny of the genus *Garantiana* over this time-interval. A typical spectrum of variability is presented for the mono-chronospecific assemblage of *Garantiana* at each faunal horizon, together with descriptions of co-occurring ammonites of other groups.

A new macroconch chronospecies of *Garantiana*, *G. ipfensis* n. sp., is described from the early Parkinsoni Zone (Acris Subzone). The pre-occupied name *Ammonites parkinsoni densicosta* Quenstedt (*Garantiana densicosta* auctt.) is replaced by its next younger synonym, *Garantiana wetzeli* Trauth. This species is re-described on the basis of recently collected topotypes. New well-preserved topotype material of the hitherto poorly known taxa *Garantiana suevica* Wetzel and *Garantiana quenstedti* Wetzel are also presented. Lectotypes are designated for *Garantiana subgaranti* Wetzel, *Garantiana quenstedti* Wetzel, *Garantiana alticosta* Wetzel, and *Garantiana dubia koppei* Wetzel. Additionally, the taxonomic status

SHOUT
SHARE
IT

of *Orthogarantiana longidens* (QUENSTEDT) and *Orthogarantiana praecursor* (MAYER) is discussed.

Zusammenfassung

Die Ammoniten der Garantiana- und der frühen Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb) werden mit Hilfe genau horizontierter Aufsammlungen beschrieben. Dabei konnten 6 aufeinanderfolgende Faunenhorizonte von der mittleren Garantiana-Zone (Garantiana-Subzone: *suevica*-, *subgaranti*-Horizont; Tetragona-Subzone: *wetzeli*-, *tetragona*-Horizont) bis in die frühe Parkinsoni-Zone (Acris-Subzone: *subarietis* α-, *subarietis* β-Horizont) näher charakterisiert werden. Dies lieferte neue Erkenntnisse zur phylogenetischen Entwicklung der Gattung *Garantiana* in der Garantiana- und der frühen Parkinsoni-Zone. Aus den beschriebenen Faunenhorizonten wird ein typisches Spektrum der jeweils enthaltenen Chronospezies der Gattung *Garantiana* neben begleitenden Faunenelementen vorgestellt.

Im systematischen Teil dieser Arbeit wird eine neue makroconche Chronospezies, *Garantiana ipfensis* n. sp., aus der frühen Parkinsoni-Zone (Acris-Subzone) beschrieben. Außerdem wird anstelle des präokkupierten Artnamens *Ammonites parkinsoni densicosta* QUENSTEDT (*Garantiana densicosta* auctt.) das nächstjüngere Synonym *Garantiana wetzeli* TRAUTH verwendet und diese Art anhand von Topotypen näher gekennzeichnet. Die bislang nur ungenügend bekannten Arten *Garantiana suevica* WETZEL und *Garantiana quenstedti* WETZEL werden ebenfalls anhand von horizontiertem Material genauer charakterisiert. Für *Garantiana subgaranti* WETZEL, *Garantiana quenstedti* WETZEL, *Garantiana alticosta* WETZEL und *Garantiana dubia koppei* WETZEL werden Lectotypen designiert. Der taxonomische Status der Taxa *Orthogarantiana longidens* (QUENSTEDT) und *Orthogarantiana praecursor* (MAYER) wird diskutiert.

Inhalt

1. Einleitung 3
2. Methodische Grundlagen 5
3. Lithologische Beschreibung und Fossilführung der Profile am Ipf und in Röttingen . 7
    3.1. Die Profile Oberdorf-Jüdischer Friedhof und Bopfingen-Aalener Straße 7
    3.2. Das Profil Bopfingen-Jahnstraße 13
    3.3. Weitere Profile im Ipfgebiet 15
    3.4. Das Profil Röttingen 16
4. Bemerkungen zu den Profilaufnahmen und Ammoniten-Bestimmungen im Bifurcaten-Oolith durch BENTZ 17
5. Bio-/chronostratigraphische Gliederung der Schichtenfolge am Ipf 18
    5.1. Niortense-Zone 18
    5.2. Garantiana-Zone 19
    5.3. Parkinsoni-Zone 21
6. Systematischer Teil 22
    6.1. Vorbemerkungen zu den Garantianinae 22
    6.2. Beschreibung neuer oder seither ungenügend bekannter Arten der Gattung *Garantiana* 23
    6.3. Bemerkungen zu weiteren Garantianen und Pseudogarantianen aus Süddeutschland 34
7. Weitere Ammonitengruppen aus der Garantiana-Zone am Ipf 37
    7.1. Strenoceraten 37
    7.2. Spiroceraten 37
    7.3. Cadomiten 37
    7.4. Perisphinctiden 37
    7.5. Parkinsonien 40
    7.6. Strigoceraten 40
8. Korrelation mit anderen Regionen 41
    8.1. Benachbarte Schwäbische und Fränkische Alb 41
    8.2. Nordwestdeutschland 42
    8.3. England und Frankreich 44
    8.4. Spanien 45

8.5. Polen, Ungarn und Außereuropa 46
9. Bemerkungen zur stratigraphischen Stellung der Acris-Subzone 46
10. Conclusions 47
11. Literatur 51

1. Einleitung

Das am östlichen Rand der Schwäbischen Alb gelegene Ipf-Gebiet (Abb. 1) bietet mit seiner geringmächtigen, aber sehr fossilreichen Gesteinsabfolge günstige Möglichkeiten für biostratigraphische Untersuchungen im höheren Mitteljura. Nach den Veröffentlichungen über die Stratigraphie und Ammonitenführung des Ober-Bajociums und Bathoniums von Röttingen (Dietze & Schweigert 2000) sowie der Acris-Subzone (Parkinsoni-Zone) bei Bopfingen und Oberdorf am Ipf (Dietze 2000) wird mit der vorliegenden Arbeit die Bearbeitung von umfangreichen, horizontierten Ammoniten-Aufsammlungen aus dem Ober-Bajocium und Bathonium im Ipf-Gebiet fortgesetzt.

Mit den Ammoniten und den stratigraphischen Verhältnissen der Garantiana-Zone am Ipf befaßten sich Quenstedt (1857, 1886), Krimmel (1886), Engel (1908), Bentz (1924a, 1924b, 1926, 1928), Wetzel (1924), Münzing (1960) sowie Dietl (1982). Moderne Untersuchungen über die Stratigraphie der Garantiana-Zone liegen aus dem süddeutschen Raum bislang nur wenige vor. Für den Bereich der Fränkischen Alb kann auf Callomon et al. (1987) und Kästle (1990), für den Schwäbischen Jura auf Buck et al. (1966), Dietl (1977, 1988), Dietl & Rieber (1980) sowie Dietze & Schweigert (2000) verwiesen werden.

Ergänzend hierzu ist auf die phylogenetisch-biostratigraphischen Arbeiten von Wetzel (1911), Douvillé (1915), Gauthier et al. (1996, 2000) sowie Gauthier & Rioult (1999) über die Garantianen aus dem Zeitabschnitt von der Garantiana- bis in die frühe Parkinsoni-Zone hinzuweisen.

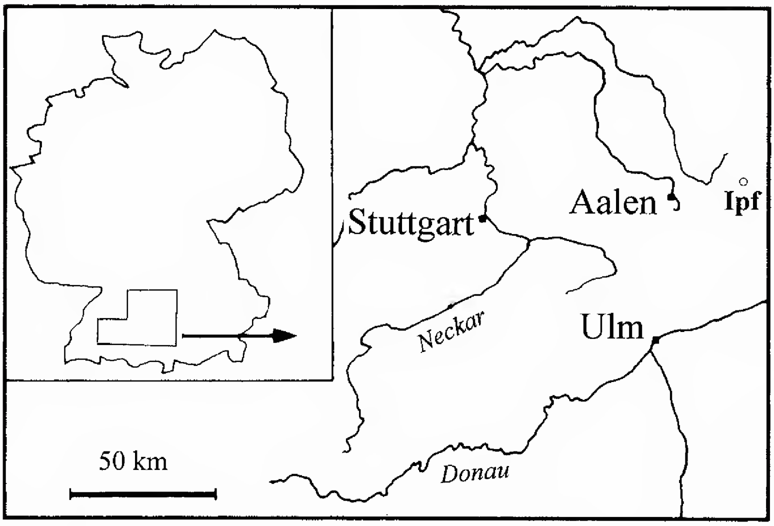


Abb. 1. Lage der untersuchten Profile im Gebiet der östlichen Schwäbischen Alb.

In der vorliegenden Arbeit steht die Garantiana-Zone des Ober-Bajociums im Mittelpunkt. Ihre Untergliederung in drei Subzonen durch Westermann (1967) basiert im wesentlichen auf den Untersuchungen von Bentz (1928) in den Tongruben von Bethel bei Bielefeld und ist im Prinzip bis heute gebräuchlich, allerdings bei teilweise abweichender Auswahl der Subzonen-Indexarten (Pavia & Sturani 1968; Pavia 1973; Gabilly et al. 1971; Fernández López 1982, 1983, 1985; Callomon & Cope 1995; Gauthier et al. 1996; Rioult et al. 1997; Dietze & Schweigert 2000). Ergänzend sei noch darauf hingewiesen, daß manche Autoren bisher die Acris-Subzone mit historischer Begründung noch der Garantiana-Zone anstelle der Parkinsoni-Zone zurechneten (vgl. Pavia 2000; Pavia & Martire 1997; Parsons 1976). Hierzu sei auf Kap. 9 verwiesen.

Eine hochauflösende, über das Niveau von Subzonen hinausgehende Biostratigraphie der Garantiana-Zone lag bislang nicht vor. Neues, horizontiert aufgesammeltes Material aus temporären Bauaufschlüssen am südlichen und südwestlichen Fuß des Ipf ermöglichen nun die Unterscheidung von insgesamt vier aufeinanderfolgenden Ammoniten-Faunenhorizonten, die den Zeitraum der Garantiana- und der Tetragona-Subzone der Garantiana-Zone des Ober-Bajociums abdecken. Hieran schließen sich die beiden bereits in Dietze (2000) eingeführten Faunenhorizonte der frühen Parkinsoni-Zone an.

Sämtliche abgebildeten Stücke stammen, soweit nicht anders vermerkt, aus der Sammlung eines der Autoren (V. Dietze) und wurden der Sammlung des SMNS übergeben.

Abkürzungen

Dimorphe:	
[m]	mikroconche Ammonitenart
[M]	makroconche Ammonitenart
Typen:	
HT	Holotypus
LT	Lectotypus
Sammlungen:	
IGPT	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universtät Tübingen
IMGPGö	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Göttingen
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Aufschlüsse:	
Ob-Jü	Oberdorf, Jüdischer Friedhof
Ob-Ka	Oberdorf, Karksteinstraße
B-Aa	Bopfingen, Aalener Straße
B-J	Bopfingen, Jahnstraße
B-Okr	Bopfingen, Oberer Kreuzheckenweg
Meßwerte:	
D	Durchmesser [mm]
Wh	Windungshöhe [mm]
Wb	Windungsbreite [mm]
Nw	Nabelweite [mm]
Zi/2	Primärrippen/halber Umgang
Za/2	Sekundärrippen/halber Umgang
Abgebildete Ansicht:	
Sch.	in Schalenerhaltung
St.	in Steinkernerhaltung
St./Sch.	in Steinkernerhaltung mit Schalenresten

Dank

N. Schaffeld (Verden), M. Stolmar (Stuttgart), F. Rietze (Bopfingen) und J. Dietze (Riesbürg) waren bei der Geländearbeit eine tatkräftige und selbstlose Hilfe. Die genannten Personen stellten ebenso wie K.-H. Spieth (Freiberg/Neckar), U. Sauerborn (Aalen), Z. Ivankie (Augsburg) und H.-D. Bolter (Ellwangen) interessante Funde zur Verfügung. Dr. H. Jahnke (Göttingen) und Dr. A. Liebau (Tübingen) sind wir für die Ausleihe von Originalen und Anfertigung zahlreicher Abgüsse zu Vergleichszwecken zu besonderem Dank verpflichtet. Dr. G. Dietl und Dr. G. Bloos (Stuttgart) erteilten uns zahlreiche wertvolle Ratschläge. Die Geologengruppe Ostalb e.V. (Aalen) gewährte dankenswerterweise einen großzügigen Zuschuß zu den Fotoarbeiten.

2. Methodische Grundlagen

Das in vorliegender Arbeit verwendete Material wurde größtenteils horizontiert geborgen und erlaubt daher sowohl Aussagen zur Variabilität der auftretenden Ammonitentaxa als auch weiterreichende phylogenetische Schlußfolgerungen. Die Grundprinzipien einer modernen, das heißt möglichst plausiblen Faunenanalyse und taxonomischen Vorgehensweise sollen hier kurz erläutert werden.

Die höchstmögliche biostratigraphische Auflösung eines Gesteinsprofils erfolgt bei Vorliegen von ausreichend Material in Faunenhorizonte. Hierbei handelt es sich per Definition um biostratigraphische Einheiten, welche auf Grund ihres Fossilinhalts und dessen phyletischer Entwicklung lokal nicht mehr weiter unterteilbar sind (vgl. CALLOMON 1995, dort weitere Literatur). Die Fossilien eines Faunenhorizonts sind daher im biostratigraphischen Sinn als isochron zu betrachten. Damit können die verschiedenen Funde einer paläontologischen Art innerhalb desselben Faunenhorizonts in derselben Weise wie die Population einer biologischen Art betrachtet werden, also als eine Paläobiospezies bzw. Chronospezies.

Eine Chronospezies kann morphologisch höchst variabel sein, doch ist diese Variabilität durch die Gleichzeitigkeit des Vorkommens der einzelnen, durch lückenlose Übergänge miteinander verbundenen morphologischen Varianten als objektiv anzusehen. Demgegenüber sind die meisten in der Literatur vorkommenden nominellen Arten morphologisch durch eine Typusserie definiert, die sich um den Arttypus schart, ohne auf die zeitliche Komponente ihres Vorkommens Rücksicht zu nehmen. Die auf solche Weise errichteten Morphospezies sind daher notwendigerweise in hohem Maße subjektiv, was dann oft lange Synonymielisten zur Folge hat. Die vertikalen stratigraphischen Reichweiten solcher Morphospezies besitzen aufgrund deren subjektiv begründeten Charakters nur eine geringe phylogenetische Bedeutung. Die oft bemerkenswert hohe Arten-Diversität an Morphospezies aus ein und demselben stratigraphischen Niveau ist rein künstlich und hat nichts mit der einstigen realen Biodiversität eines Faunenhorizonts zu tun, die nur durch die Chronospezies repräsentiert wird.

Bei der konventionellen Verwendung von Morphospezies werden diese in gleichfalls morphologisch bzw. durch die Typusart definierte (Morpho-)Gattungen eingegliedert. Wir betrachten jedoch die in den einzelnen Faunenhorizonten aufeinander folgenden Chronospezies als Repräsentanten eines sich in Entwicklung befindlichen monophyletischen Stammbaums, eines Entwicklungsstranges (WILLMANN 1985, Abb. 21). Für dessen systematische Klassifikation eignet sich auf der nächsthöheren Ebene die Linnésche Kategorie der (Phylo-)Gattung. In der Literatur (z.B. RIEPPEL

1983: 63, mit weiteren Nachweisen) wird diese (Phylo-)Gattung in unserem Sinne gelegentlich als „evolutionäre Art" oder unglücklicherweise sogar als „Chronospezies" in einem zeitlich vertikalen Sinn einer anagenetischen Entwicklungslinie bezeichnet – im Gegensatz zu unserem Verständnis einer Chronospezies in einem zeitlich horizontalen Sinne. Selbstverständlich können aber auch verschiedene Arten derselben Gattung gleichzeitig vorkommen (zuweilen paläobiogeographisch voneinander getrennt), doch ergibt sich dann bei deren gemeinsamer statistischer Betrachtung mehr als ein Verteilungsmaximum.

Die objektiven Beobachtungen ziehen naturgemäß eine Reihe von nomenklatorischen Konsequenzen nach sich. Das Ziel sollte dabei sein, eine neue, phylogenetische Klassifikation mit vorangehenden typologischen Ansätzen unter demselben Dach der Linnéschen Nomenklaturregeln zu vereinigen, vor allem dem Prioritätsprinzip. Der Schlüssel hierzu liegt darin, daß, von rein morphologischen Kriterien abgesehen, jede Morphospezies auch einen eigenen zeitlichen Typushorizont besitzt. Eine Morphospezies und eine Chronospezies können durch den Typushorizont der typologischen Morphospezies in einen objektiven Identitätszusammenhang gebracht werden. Beide beruhen in diesem Horizont auf demselben Arttypus, so daß ihre Namen exakte, objektive Linnésche Synonyme werden. Bei der Benennung einer Chronospezies kann man also auf den schon existierenden Namen einer Morphospezies zurückgreifen, sofern deren Typushorizont mit dem Faunenhorizont der zu benennenden Chronospezies übereinstimmt. Für den Fall, daß mehrere Morphospezies auf diese Weise denselben Typushorizont besitzen und als zur selben Chronospezies gehörend betrachtet werden müssen, d.h. ihre Typen isochron sind, tritt die Prioritätsregel in Kraft und der älteste existierende Name wird zur Benennung verwendet; die restlichen werden in (subjektive) Synonymie gestellt.

In der Praxis liegt die Schwierigkeit darin, daß in sehr vielen Fällen der genaue Typushorizont einer nominellen Art unbekannt ist. Hier gibt es zwei Lösungsmöglichkeiten. Entweder man stellt den Typushorizont mit Hilfe von neuem, stratigraphisch präzise dokumentiertem Material, seien es Topotypen (derselbe Fundort wie der Arttypus) oder Chorotypen (aus benachbartem Gebiet, aber demselben Faunenhorizont), nachträglich fest. Falls dies unmöglich ist, kann man den Namen der Art unter Umständen als nomen dubium betrachten und ihn vom Standpunkt der formellen Synonymie ignorieren. In der vorliegenden Arbeit befinden sich verschiedene Beispiele für all diese Probleme sowie Versuche zu ihrer Lösung.

Die Namen bereits existierender Morphospezies können zur Charakterisierung bestimmter morphologischer Ausprägungen von Arten aus Horizonten außerhalb ihres Typushorizonts weiter verwendet werden, aber dann in herabgesetzter Kategorie als infrasubspezifische Variante und dadurch dem strikten Regelwerk der zoologischen Nomenklatur entzogen. Die Varietäten mit Merkmalen vertikal benachbarter Chronospezies lassen sich aber bei Berücksichtigung auch ihrer übrigen Merkmale durchaus, eine hinreichende Erhaltung vorausgesetzt, von den benachbarten Arten unterscheiden.

Im Fall, daß eine Reihe aufeinanderfolgender Chronospezies tatsächlich als Transienten einer einzelnen phyletischen Linie bzw. angesichts der morphologischen Variabilität vielleicht besser ausgedrückt eines phyletischen Stranges, anzusehen sind, können diese alle in einem einzigen (Phylo-)Gattungsnamen untergebracht werden. Das Kriterium der Abstammung erhält dann Priorität über rein morphologische

Ähnlichkeiten. Die Auswahl des Gattungsnamens unter bereits existierenden Namen folgt wiederum dem Prioritätsprinzip.

Ein besonderes Problem bei der Systematik der Ammoniten liegt in den nomenklatorischen Konsequenzen ihres Sexualdimorphismus. Dieser ist in vielen Fällen morphologisch so stark ausgeprägt, daß er in der Vergangenheit oft auf dem Gattungsniveau, manchmal sogar mit eigenem Familienrang, mindestens aber als unterschiedliche Arten, in der Systematik Eingang gefunden hat. In der Rezentzoologie sollte der Geschlechtsdimorphismus höchstens als allospezifische Variante in derselben Biospezies gekennzeichnet werden. Versuche, frühere morphologische Klassifikationen in biologisch begründete umzuwandeln, stoßen auf die schon oben erläuterten Schwierigkeiten. Morphospezies und Morphogattungen, welche jetzt als die Dimorphen einer Reihe von Chronospezies anerkannt werden, und eigentlich als [m] und [M] unter denselben Art- bzw. Gattungsnamen vereinigt werden sollten, besitzen nicht selten unterschiedliche stratigraphische Reichweiten und verschiedene Typushorizonte ihrer Typusarten. Eine taxonomische Umstellung kann dann, wenn sie konsequent durchgeführt wird, zu großer Verwirrung und Unsicherheit gegenüber existierenden Klassifikationen führen. Die praktische Lösung für solche Fälle mit stark ausgeprägtem Dimorphismus, wie in vorliegender Arbeit bei den Perisphinctiden und Garantianen, ist es, dem Dimorphismus künstlich weiter durch eine getrennte Taxonomie und Nomenklatur auf Art- und Gattungsniveau Rechnung zu tragen, and die vermuteten dimorphen Zusammenhänge im Text zu erläutern.

3. Lithologische Beschreibung und Fossilführung der Profile am Ipf

Wie schon bei Bentz (1924a), Dietl (1982), Dietze & Schweigert (2000) und Dietze (2000) wird aus Gründen der Kontinuität in den untersuchten Profilen der Begriff des Bifurcaten-Ooliths (= **B**) für den den Parkinsonien-Oolith (= **P**) unterlagernden Schichtabschnitt innerhalb der Oolithkalk-Formation benutzt, obwohl dieser Terminus nicht mit seiner ursprünglichen Bedeutung übereinstimmt (vgl. Westermann 1967). Bentz (1926, 1928) ersetzte im Anschluß an seine Dissertation (1924a) den Begriff des Bifurcaten-Ooliths durch den Begriff des Subfurcaten-Ooliths. Der Bifurcaten-Oolith entspricht lediglich im basalen Bereich, im unteren Abschnitt der Schicht **B1**, dem Subfurcaten-Oolith in der übrigen Schwäbischen Alb. Die Verwendung einer neuen lithologischen Bezeichnung erscheint uns jedoch nicht notwendig und sinnvoll. Der Bifurcaten-Oolith ist Teil der Oolithkalk-Subformation, die wiederum einen Teil der Sengenthal-Formation darstellt (vgl. Groiss et al. 2000).

3.1. Die Profile Oberdorf-Jüdischer Friedhof (Ob-Jü) und Bopfingen-Aalener Straße (B-Aa)

Die lithologischen Verhältnisse und die Ammonitenführung der beiden nur wenige hundert Meter voneinander entfernt liegenden Fundpunkte Oberdorf-Jüdischer Friedhof und Bopfingen-Aalener Straße (Abb. 2–3) unterscheiden sich im hier untersuchten Ausschnitt nicht signifikant voneinander. Aus unpublizierten Profilaufnahmen von M. Stolmar aus dem Jahr 1982 ergibt sich, daß im Bereich unmittelbar nördlich dieser Aufschlüsse, dem vormaligen Neubaugebiet von Bopfingen-Ober-

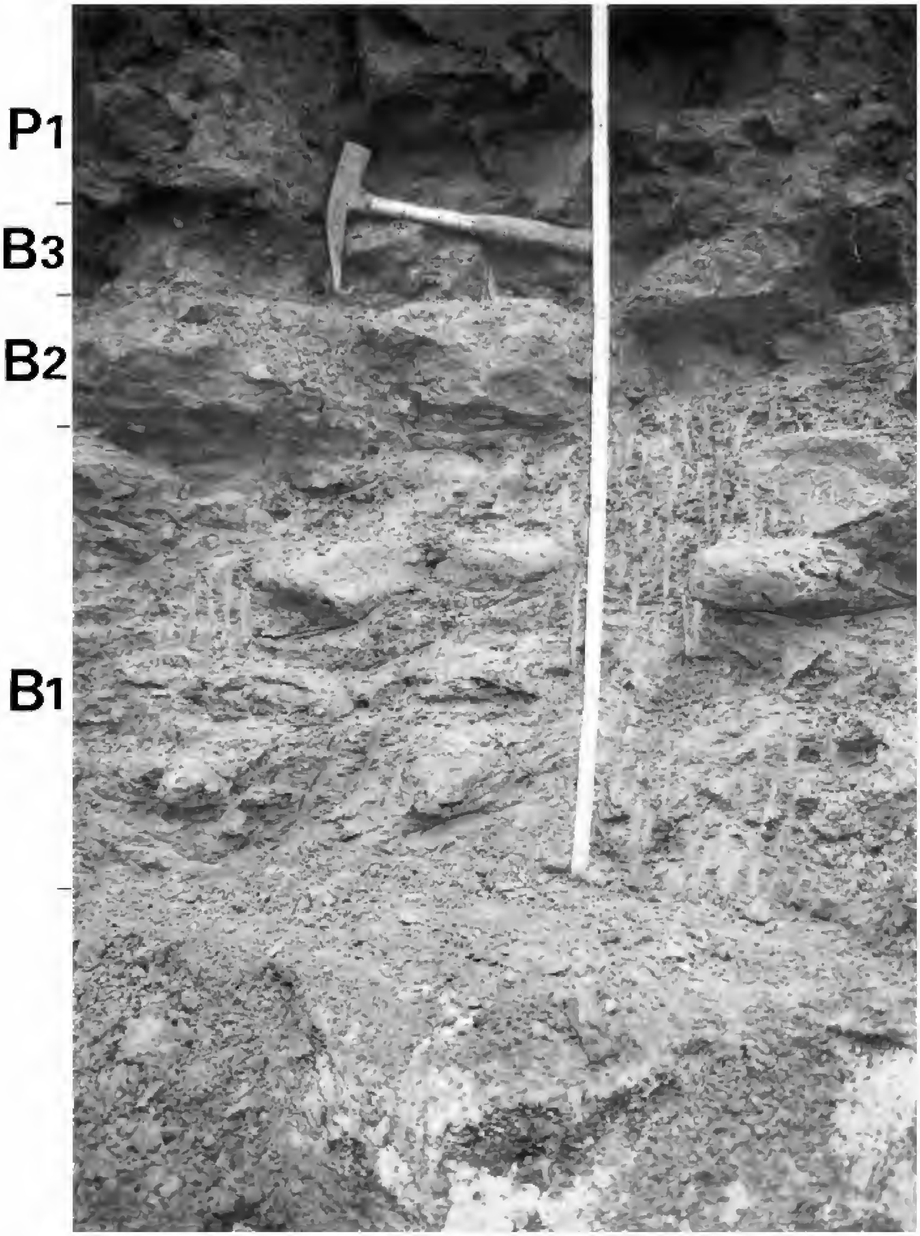


Abb. 2. Aufschlußsituation im Profil Oberdorf, Jüdischer Friedhof während der Profilaufnahme im Jahr 1999.

dorf, ebenfalls fast identische Verhältnisse vorliegen. Allerdings weicht der basale Bereich der Schicht **B1** in anderen Aufschlüssen des Ipf-Gebiets (Bentz 1924a bzw. Kapitel 4) etwas von den hier vorgefundenen Verhältnissen ab und führt dann eine reichere Ammoniten-Fauna des mittleren bzw. oberen Abschnitts der Niortense-Zone.

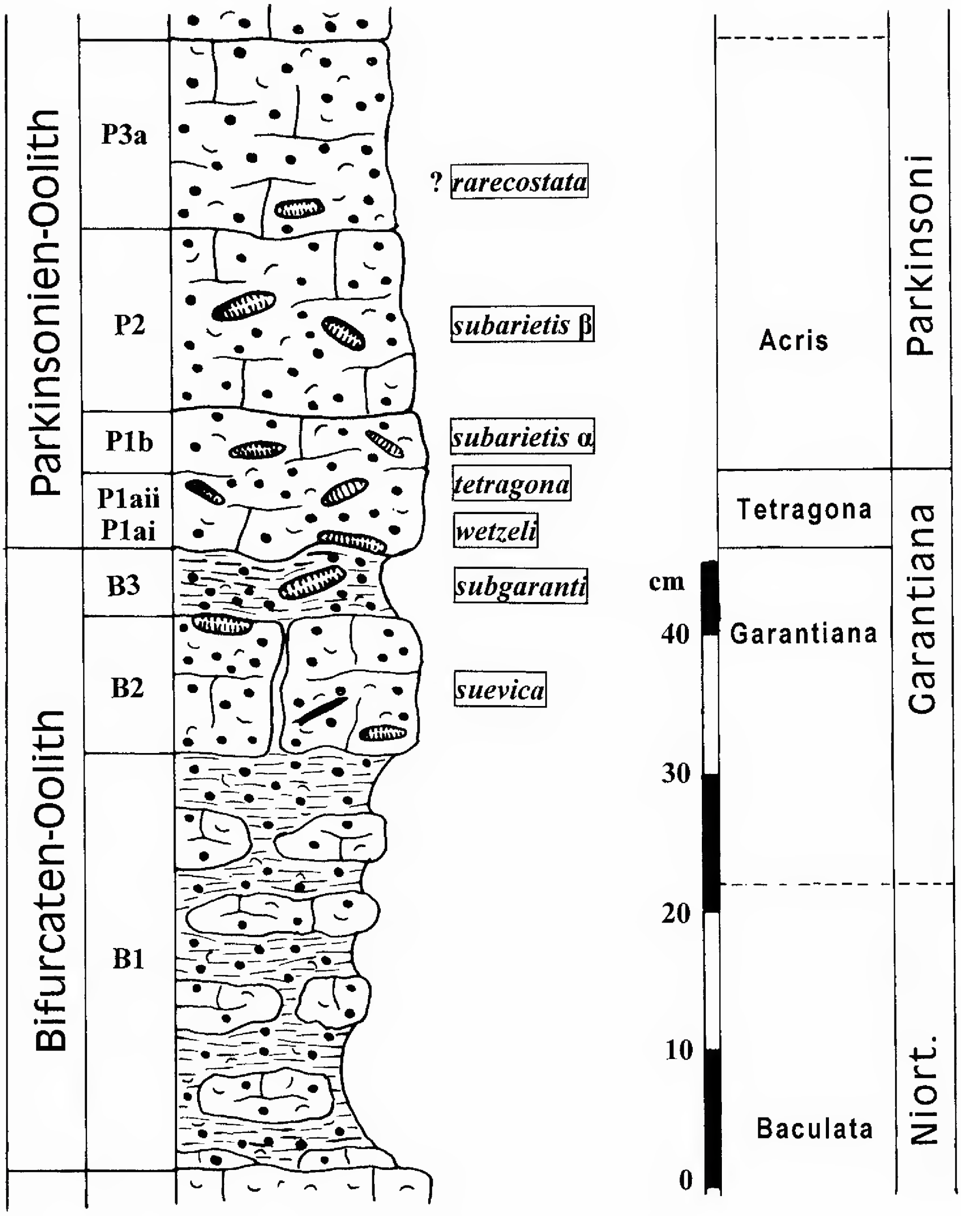

Parkinsonien-Oolith
Bifurcaten-Oolith
P3a
P2
P1b
P1aii
P1ai
B3
B2
B1
? rarecostata
subarietis β
subarietis α
tetragona
wetzeli
subgaranti
suevica
cm
40
30
20
10
0
Acris
Tetragona
Garantiana
Baculata
Parkinsoni
Garantiana
Niort.

Abb. 3. Stratigraphie und Schichtenfolge im Profil Oberdorf, Jüdischer Friedhof.

3.1.1. Der Bifurcaten-Oolith

Der Bifurcaten-Oolith besitzt eine Mächtigkeit von 40–75 cm. Er kann in drei Schichten weiter unterteilt werden, die hier als **B1**, **B2** und **B3** bezeichnet werden. Das Unterlager des Bifurcaten-Ooliths wird von einer sehr harten und teilweise an Muscheln, Brachiopoden und kleinen Belemniten extrem reichen Kalkbank von ca. 20–30 cm Mächtigkeit gebildet. Diese Bank bildet den Top der Coronaten-Schichten sensu Bentz (1924a).

Schicht B1

Die Schicht **B1** besitzt eine Mächtigkeit von 30–55 cm, durchschnittlich um 50 cm. Es handelt sich um fossilreiche, eisenoolithische Mergel mit unregelmäßig eingelagerten, verfestigten und zu brotlaibförmigen Knollen aufgelösten Mergelkalklinsen. Diese treten meist in 4 bis 5 Lagen auf; eine konstante Lithologie ist jedoch nicht ersichtlich. Abgesehen von Ammoniten ist die Schicht **B1** fossilreich. Aus einem nur ca. 1 cm mächtigen Kalkmergel, der auf dem Top der unterlagernden Kalkbank regelrecht „aufgebacken" erscheint, der aber aufgrund seiner Lithologie von uns schon zum Bifurcaten-Oolith gerechnet wird, stammt der einzige Strenoceraten-Fund:

Strenoceras quenstedti Dietl [m] (Ob-Jü, Taf. 1, Fig. 2)

Vermutlich aus dem unteren Bereich oder dem Basismergel:
Orthogarantiana cf. *haugi* Pavia [M] (B-Aa, unhorizontierter Einzelfund, Abb. 4)

Aus dem unteren Bereich:
Orthogarantiana baculata (Quenstedt) [M] (Ob-Jü, Einzelfund, Taf. 1, Fig. 1)

Vermutlich etwas darüber:
Garantiana cf. *suevica* Wetzel [M] (Ob-Jü, Einzelfund, Abb. 5)

Aus dem obersten Bereich:
Pseudogarantiana dichotoma Bentz [m] (Ob-Jü, Einzelfund)

Schicht B2

Die Schicht **B2** besitzt eine Mächtigkeit von ca. 6–10 cm. Sie ist als meist massive, eisenoolithische Bank ausgebildet, die nicht kompakt ist, aber durchgehend in den Profilen zu verfolgen war. Knapp über der Mitte der Bank befindet sich eine Trennfuge. Der obere Bereich ähnelt lithologisch bereits sehr dem untersten Abschnitt des Parkinsonien-Ooliths. Die Bank ist sehr fossilreich (Belemniten, Brachiopoden, Muscheln, Nautiliden). Ammmonitenfunde sind mit Ausnahme des Aufschlusses in Oberdorf am Jüdischen Friedhof selten. Dort fanden sich zahlreiche Garantianen auf der Bankoberseite, während aus dem mittleren Bereich der Bank nur wenige, von der Unterseite hingegen nur ein einziger Ammonit geborgen werden konnte.

Bankunterseite:
Garantiana cf. *suevica* Wetzel [M] (Ob-Jü, Einzelfund)

Bankmitte:
Garantiana suevica Wetzel [M] (Ob-Jü, Einzelfund)
G. suevica Wetzel var. *subgaranti* [M] (Ob-Jü, Einzelfund)
Pseudogarantiana minima (Wetzel) [m] (Ob-Jü, sehr selten)
P. dichotoma Bentz [m] (Ob-Jü, gelegentlich)

Bankoberseite:
Garantiana aff. *platyrryma* (Buckman) [M] (Ob-Jü, Einzelfund, Taf. 1, Fig. 6)
G. suevica Wetzel [M] (Ob-Jü, gelegentlich; B-Aa, selten, Taf. 2, Fig. 1–2)
G. suevica Wetzel var. *subgaranti* [M] (Ob-Jü gelegentlich, B-Aa selten, Taf. 3, Fig. 1)
G. suevica Wetzel var. *garantiana* [M] (Ob-Jü, selten, Taf. 6 Fig. 2)
Pseudogarantiana dichotoma Bentz [m] (Ob-Jü, sehr selten)
P. cf. *minima* (Wetzel) [m] (Ob-Jü, sehr selten, Taf. 1, Fig. 5)
Strigoceras sp. [M] (Ob-Jü, B-Aa, sehr selten)

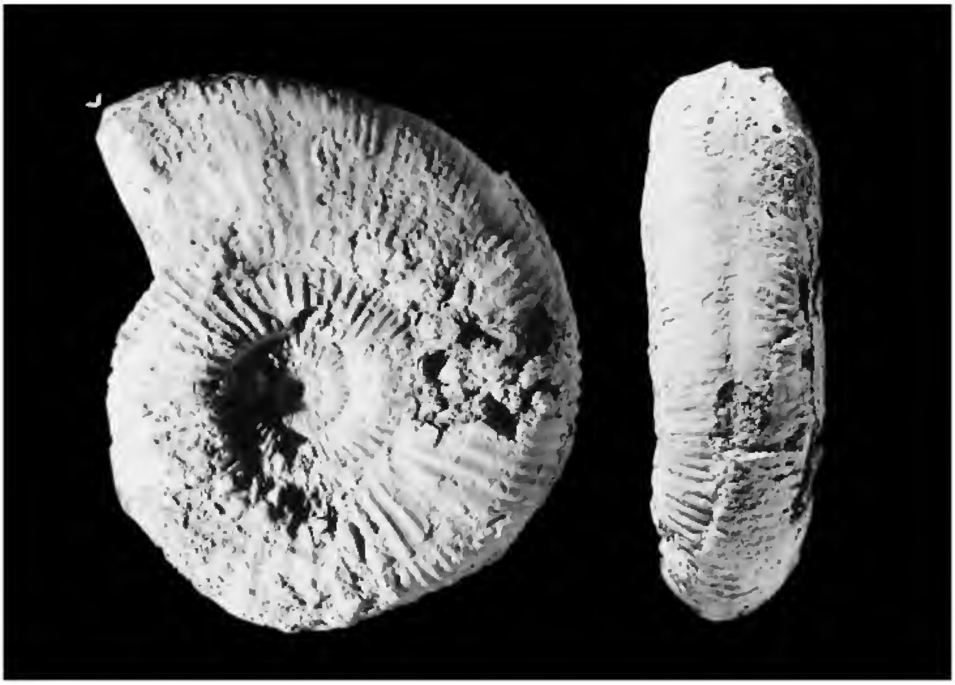


Abb. 4. *Orthogarantiana* cf. *haugi* Pavia, Lateral- und Ventralansicht (St./Sch.). Bopfingen, Aalener Straße, Bifurcaten-Oolith, Schicht B1, Niortense-Zone, ? Polygyralis- oder Baculata-Subzone; SMNS 64632 (leg. Z. Ivankie). – x1.

Schicht B3

Die nur 3–5 cm mächtige Schicht **B3** besteht aus einem eisenoolithischen Mergel mit zahlreichen Ammoniten, Muscheln, Brachiopoden und großen, bis 50 cm langen Belemniten der Gattung *Megateuthis*.

G. subgaranti Wetzel [M] (Ob-Jü, häufig; B-Aa, Einzelfund, Taf. 5, Fig. 2)
G. subgaranti Wetzel [M] var. *garantiana* (Ob-Jü, häufig, Taf. 3, Fig. 2; Taf. 4, Fig. 2, Taf. 6, Fig. 2)
G. subgaranti Wetzel var. *wetzeli* [M] (Ob-Jü, Einzelfund, Taf. 6, Fig. 6)
Pseudogarantiana dichotoma Bentz [m] (Ob-Jü, häufig)
P. cf. *minima* (Wetzel) [m] (Ob-Jü, selten)
Strigoceras sp. [M] (Bopfingen-Oberdorf, Einzelfund)

3.1.2. Der Parkinsonien-Oolith

Der Parkinsonien-Oolith weist eine Mächtigkeit von insgesamt etwa 90 cm auf. Seine Lithologie und Ammonitenfauna wird hier nur bis zur Schicht **P1aii** beschrieben. Bezüglich der im Hangenden folgenden Schichtabschnitte **P1b** bis **P3a** des Parkinsonien-Ooliths sei auf die ausführliche Darstellung von Dietze (2000) verwiesen.

Schicht P1

Die stark eisenoolithische Schicht **P1** besitzt eine Mächtigkeit von nur etwa 5–20 cm. Als Folge einer starken Bioturbation bricht sie meist unregelmäßig. Neben

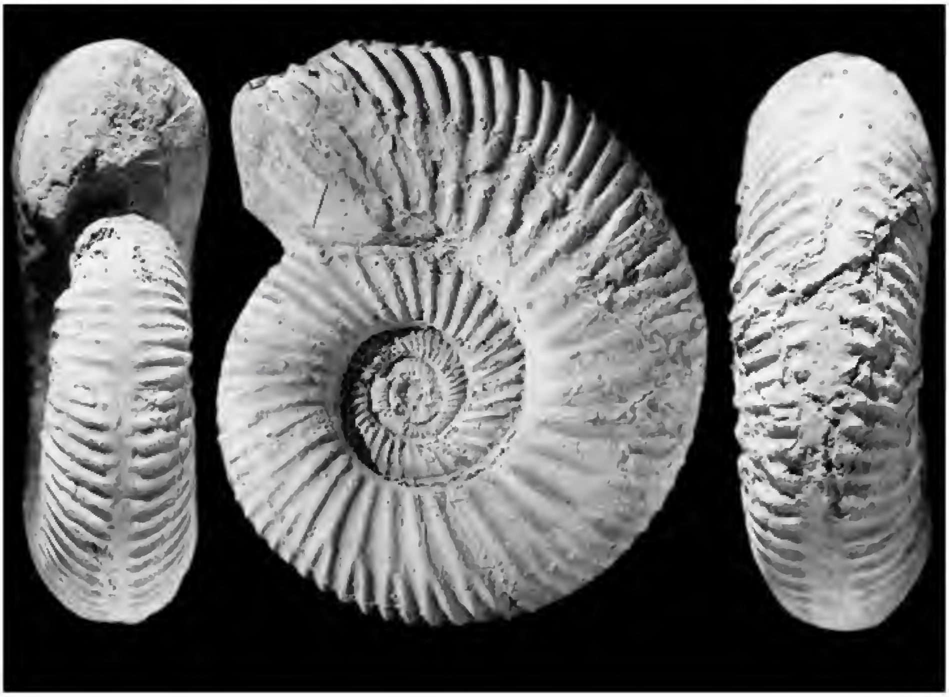


Abb. 5. *Garantiana* cf. *suevica* Wetzel, Lateral- und Ventralansichten (St.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B1 (oberer Abschnitt), Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont; SMNS 64564. – x1.

Ammoniten finden sich in diesem relativ weichen und mürben Abschnitt zahlreiche Muscheln, Brachiopoden und Grabgänge (vgl. Dietze 2000).

Schicht P1ai

Die Unterseite des Parkinsonien-Ooliths wird hier als **P1ai** bezeichnet. An ihr sitzen zahlreiche Ammoniten schichtparallel und reichen mit etwas mehr als der Hälfte ihrer Windungsbreite in den Parkinsonien-Oolith hinein. Die Einbettungsoberseite liegt in der Regel in Schalenerhaltung vor, während die im Mergel liegende Unterseite Steinkernerhaltung aufweist.

G. wetzeli Trauth [M] (B-Aa, Ob-Jü, gelegentlich, Taf. 7, Fig. 3; Taf. 8, Fig. 2; Taf. 9, Fig. 1)
G. wetzeli Trauth var. *tetragona* [M] (B-Aa, Ob-Jü, häufig, Taf. 9, Fig. 2)
G. wetzeli Trauth var. *subgaranti* [M] (B-Aa, Ob-Jü, sehr selten, Taf. 7, Fig. 1)
G. cf. *wetzeli* Trauth [M] (Ob-Jü, B-Aa, gelegentlich)
Pseudogarantiana dichotoma Bentz [m] (B-Aa, Ob-Jü, gelegentlich)
P. minima (Wetzel) [m] (Ob-Jü, selten)
Prorsisphinctes ex gr. *pseudomartinsi* (Siemiradzki) [M] (B-Aa, Ob-Jü, häufig, Taf. 11, Fig. 2)
Parkinsonia n. sp. [M] (Einzelfund)

Schicht P1aii

Die Schicht **P1aii** weist eine Mächtigkeit von 5–15 cm auf. Infolge des Farbwechsels von braun über nahezu lila bis hin zu karminrot macht diese Schicht einen gefleckten Eindruck. In verwittertem Zustand herrschen braune und rote Farbtöne

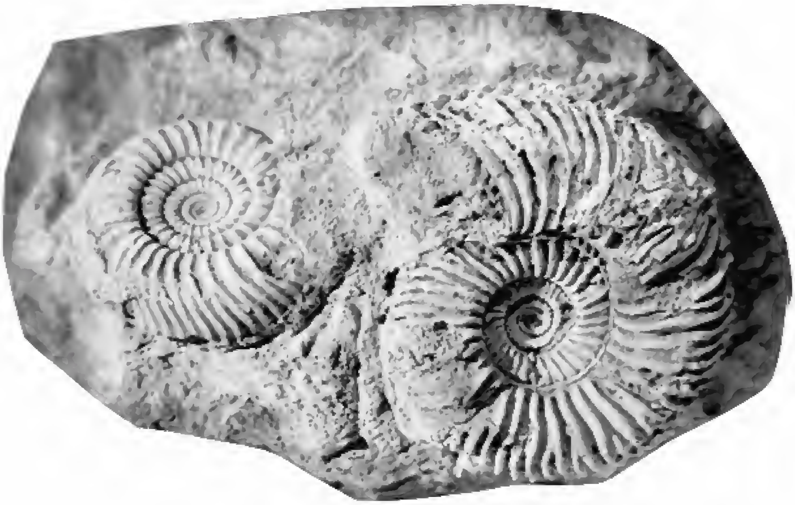


Abb. 6. Ausschnitt aus einem Faziesstück des basalen Parkinsonien-Ooliths (Schicht P1aii) mit *Cleistosphinctes* ex gr. *althoffi* (Wetzel) (links, Sch.) und *Garantiana quenstedti* Wetzel (rechts, Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont. SMNS 64622 (leg. J. Dietze). – x1.

vor. Teilweise spaltet diese Schicht in mehrere Bänkchen auf. Die Schicht **P 1aii** führt zahlreiche Steinkerne von Brachiopoden und Muscheln neben vielen Ammoniten, wobei mikroconche Perisphinctiden gegenüber den Garantianen bei weitem dominieren. Sie ist von der darüber folgenden Schicht **P 1b** nicht durch eine gut ausgebildete Schichtfuge getrennt, sondern lediglich durch die unterschiedliche Fossilführung und -erhaltung im Profil unterscheidbar.

Garantiana tetragona Wetzel [M] (B-Aa, Ob-Jü, häufig)
G. tetragona Wetzel var. *wetzeli* [M] (B-Aa, Ob-Jü, selten, Taf. 14, Fig. 1)
G. quenstedti Wetzel [M] (Ob-Jü, selten, Taf. 14, Fig. 3; Abb. 6)
G. quenstedti Wetzel var. *coronata* [M] (Ob-Jü, selten, Taf. 14, Fig. 2)
Pseudogarantiana dichotoma Bentz [m] (Ob-Jü, sehr selten)
P. minima (Wetzel) [m] (Ob-Jü, selten, Taf. 16, Fig. 3–4)
Cleistosphinctes ex gr. *althoffi* (Wetzel)[m](B-Aa, Ob-Jü, häufig, Abb. 6; Taf. 11, Fig. 1; Taf. 13, Fig. 2)
Prorsisphinctes sp. [M] (Ob-Jü, selten)

3.2. Das Profil Bopfingen-Jahnstraße (B-J)

3.2.1 Der Bifurcaten-Oolith

Der Bifurcaten-Oolith besitzt im Profil Bopfingen-Jahnstraße eine Mächtigkeit von etwa 55 cm. Er läßt sich ebenso wie in den Profilen von Oberdorf in 3 Teilabschnitte untergliedern. Das Unterlager wird von einer ca. 15 cm mächtigen, sehr harten, grau gefärbten Kalkbank gebildet.

Schicht B1

Die Schicht **B1** besitzt eine Mächtigkeit von etwa 30–40 cm. Es handelt sich hierbei um eine unregelmäßige Wechselfolge von Mergeln mit verfestigten, in brotlaibförmige Stücke aufgelösten Mergelkalkbänken, die zahlreiche Belemniten, Brachiopoden und Muscheln enthalten. Lediglich aus dem direkt auf die Oberseite der liegenden Kalkbank aufgebackenen, verfestigten Mergel konnte eine artlich nicht näher bestimmbare Strenoceraten-Innenwindung geborgen werden:

Strenoceras sp. [m] (Einzelfund)

Schicht B2

Die Schicht **B2** weist eine Mächtigkeit von ca. 5–15 cm auf. Sie ist nur an einigen wenigen Stellen als durchgehende Bank erhalten, meist jedoch zu einer Kalkmergellage verwittert, in die Reste der Kalkmergelbank als unregelmäßige Knollen eingelagert sind. Wegen dieser Umstände ist die Abgrenzung zu den Schichten im Liegenden und Hangenden oftmals schwer durchführbar.

Funde aus einer Knolle:
Garantiana suevica WETZEL var. *garantiana* [M] (selten, Taf. 5, Fig. 1)
Pseudogarantiana cf. *minima* (WETZEL) [m] (selten)

Von der stratinomischen Oberseite einer Knolle:
Spiroceras annulatum (DESHAYES) [?M] (sehr selten, Taf. 1, Fig. 4)
Garantiana suevica WETZEL [M] (gelegentlich)
G. suevica WETZEL var. *subgaranti* [M] (selten)

Schicht B3

Hierbei handelt es sich um eine etwa 2–10 cm mächtige, gelbliche, eisenoolithische, lehmig verwitternde Mergelschicht. Sie ist ziemlich fossilarm, führt aber gelegentlich große Belemniten (bis 50 cm Länge). Die Unterscheidung von den unter- und überlagernden Schichten ist oft problematisch, weshalb hier nur die sicher aus dieser Schicht stammenden Ammonitenfunde genannt seien:

Garantiana subgaranti WETZEL [M] (selten)
Pseudogarantiana dichotoma BENTZ [m] (selten)
Cadomites cf. *arkelli* [M] (Einzelfund, Taf. 6, Fig. 4–5)

3.2.2. Der Parkinsonien-Oolith

Der Parkinsonien-Oolith im Profil Bopfingen-Jahnstraße besitzt eine Mächtigkeit von etwa 90 cm. Aufgrund der starken Verwitterung und tektonischen Störungen ist kaum noch eine Schichtung erkennbar. Der Parkinsonien-Oolith spaltet hier in zahlreiche kleine Bänkchen von 3–5 cm, ausnahmsweise bis 10 cm Mächtigkeit, auf. Der stark eisenoolithische Abschnitt ist intensiv rot gefärbt. Im unteren Bereich (Schicht **P1**) ist der Parkinsonien-Oolith zum Teil verwitterungsbedingt nicht mehr verfestigt und dann als roter Mergel erhalten. Im Grenzbereich zum Bifurcaten-Oolith waren Verrutschungen zu beobachten, was die Abgrenzung dieser beiden Einheiten in diesem Aufschluß erschwerte.

Schicht P1ai

Von der Unterseite des Parkinsonien-Ooliths konnten folgende Ammoniten geborgen werden:

Garantiana wetzeli TRAUTH [M] (selten)
Prorsisphinctes ex gr. *pseudomartinsi* (SIEMIRADZKI) [M] (gelegentlich)

Schicht P1aii

Diese im vorliegenden Profil etwa 3–10 cm mächtige Schicht lieferte folgende Ammoniten:

Garantiana tetragona WETZEL [M] (selten, Taf. 10, Fig. 2)
Pseudogarantiana minima (WETZEL) [m] (Einzelfund)
Cleistosphinctes ex gr. *althoffi* (WETZEL) [m] (gelegentlich)
Parkinsonia n. sp. [m] (Einzelfund)

Die übrigen Schichtabschnitte des Parkinsonien-Ooliths wurden aufgrund der starken Verwitterung in diesem Aufschluß nicht detailliert untersucht. Aus der Schicht **P2** stammt jedoch die von DIETZE (2000) abgebildete *Parkinsonia (Durotrigensia) bradstockensis*.

3.3. Weitere Profile im Ipfgebiet

In einem nur sehr kurzfristig im Stadtgebiet von Bopfingen (Oberer Kreuzheckenweg, B-Okr) aufgeschlossenen Kanalisationsgraben, der in unmittelbarer Nähe des Aufschlusses Bopfingen-Jahnstraße gelegen ist, konnten Profilaufnahmen vorgenommen werden. Sie bestätigen die in den Profilen Bopfingen-Aalener Straße und Oberdorf-Jüdischer Friedhof zu beobachtende Schichtenabfolge im Bifurcaten-Oolith und dem basalen Abschnitt des Parkinsonien-Ooliths. Allerdings konnten aus zeitlichen Gründen nur wenige Ammoniten geborgen werden:

Basis Schicht **B1**:
Strenoceras sp. [m] (Einzelfund)
Orthogarantiana baculata (QUENSTEDT) [M] (Einzelfund, leg. BOLTER, Ellwangen)

In der Sammlung des SMNS befinden sich zwei weitere Strenoceraten sowie eine *Orthogarantiana schroederi* aus diesem Bereich von der Fundstelle Oberdorf-Brandströmweg, die ein noch etwas älteres Niveau als die übrigen uns vorliegenden Funde anzeigen.

Schicht **B2**:
Strigoceras sp. [M] (Einzelfund)

Schicht **B3**:
keine Ammonitenfunde

Schicht **P1ai**:
Garantiana wetzeli TRAUTH [M] (Einzelfund)

Schicht **P1aii**:
Pseudogarantiana minima BENTZ [m] (Einzelfund, Taf. 13, Fig. 3)
Garantiana sp. [M] (Einzelfund)
Cleistosphinctes ex gr. *althoffi* (WETZEL) [m] (selten)
Prorsisphinctes sp. [M] (selten)

Schicht **P1b**:
Parkinsonia subarietis WETZEL [m] (selten)

Schicht **P2**:
Parkinsonia subarietis WETZEL [m] (selten)

Lediglich das Profil Bopfingen-Jahnstraße weicht aufgrund seiner starken Verwitterung und tektonischer Störungen in diesem Bereich (vgl. BENTZ 1924a) von den sonstigen Profilaufnahmen südlich und südwestlich des Ipfs etwas ab. Deshalb können die Profile Bopfingen-Aalener Straße und Oberdorf-Jüdischer Friedhof als

Standardprofile für den Bifurcaten-Oolith und den unteren Abschnitt des Parkinsonien-Ooliths am Ipf angesehen werden. Allenfalls im untersten Bereich der Schicht **B1** scheint lokal eine abweichende fazielle Ausbildung mit reicherer Ammonitenführung vorzukommen (vgl. Kapitel 4).

3.4. Das Profil Röttingen

Im Jahre 2001 ermöglichte die Erschließung eines Neubaugebietes am südlichen Ortsrand von Röttingen detaillierte Profilaufnahmen im Bifurcaten- und Parkinsonien-Oolith. Bei dieser Gelegenheit konnten ebenfalls zahlreiche Ammoniten horizontiert geborgen werden. Somit kann nunmehr die Feinstratigraphie und Ammonitenführung dieses Schichtabschnitts noch detaillierter als von DIETZE & SCHWEIGERT (2000) angeben werden.

Es hat sich gezeigt, dass die Ablagerungsverhältnisse und die Fossilführung im oberen Bereich des Bifurcaten-Ooliths und im basalen Bereich des Parkinsonien-Ooliths von Röttingen im wesentlichen denjenigen am Ipf entsprechen, lediglich die Schicht **B3** ist, zumindest im Bereich dieses Neubaugebiets, mit lediglich 1–5 cm geringmächtiger ausgebildet als am Ipf. Deshalb gebrauchen wir nunmehr für das Profil Röttingen – abweichend von DIETZE & SCHWEIGERT (2000, Abb. 2) – dieselbe Schichtnumerierung wie am Ipf.

Schicht **B1**:
Oxycerites sp. [M] (Slg. SCHOTT)

Schicht **B2**:
Garantiana suevica WETZEL [M] (Einzelfund)
G. suevica WETZEL var. *subgaranti* [M] (Einzelfund)
G. suevica WETZEL var. *garantiana* [M] (Einzelfund)

Schicht **B3**:
Pseudogarantiana dichotoma BENTZ [m] (Einzelfund)

Schicht **P1ai**:
Garantiana wetzeli TRAUTH [M] (Einzelfund)
Prorsisphinctes ex gr. *pseudomartinsi* (SIEMIRAKDZKI) [M] (Einzelfund)

Schicht **P1aii**:
Garantiana tetragona WETZEL [M] (selten)
G. tetragona WETZEL var. *wetzeli* [M] (selten)
Cleistosphinctes ex gr. *althoffi* (WETZEL) [m] (gelegentlich)

Schicht **P1b**:
Parkinsonia subarietis WETZEL [m] (gelegentlich)
P. arietis WETZEL [m] (gelegentlich)

Schicht **P2**:
Garantiana ipfensis n. sp. [M] (gelegentlich)
G. ipfensis n. sp. var. *coronata* [M] (Einzelfund)
Parkinsonia subarietis WETZEL [m] (häufig)
P. arietis WETZEL [m] (gelegentlich)
P. rarecostata (BUCKMAN) [m] (gelegentlich)
P. bradstockensis DIETZE [M] (gelegentlich)

4. Bemerkungen zu den Profilaufnahmen und Ammoniten-Bestimmungen im Bifurcaten-Oolith durch Bentz

Die Profilaufnahmen von Bentz im Ipfgebiet (1924a: 14ff., Profile V, VI, VIII; 1924b, 1926) decken sich im wesentlichen mit unseren Beobachtungen, abgesehen vom basalen Bereich der Schicht **B1**. Allerdings ist auffallend, daß Bentz aus Schicht **B1** neben den für die Garantiana-Zone charakteristischen Ammoniten auch Gattungen und Arten als typisch und häufig angab, welche die Niortense-Zone anzeigen. Dies sind verschiedene *Strenoceras*-Arten, „*Bigotites*" (=*Leptosphinctes*) cf. *schmiereri* [Bentz 1924b: 121, Fußnote 3], *Orthogarantiana baculata*, entrollte Formen (wie im Eninger „Hamitenlager"), während wir trotz umfangreicher Grabungen die Niortense-Zone nur mit sehr wenig Material belegen konnten. Auch aus der Schicht **B3** gibt Bentz (1924a, 1926) mit *Orthogarantiana schroederi* und *O. densicostata* Arten aus der Gruppe der älteren Garantianen an, bei denen die Rippen auf der Externseite nicht vorschwingen. Diese Arten sind eigentlich charakteristisch für die Polygyralis-Subzone der Niortense-Zone, nicht jedoch für die Garantiana-Subzone.

Diese Widersprüche haben verschiedene Ursachen und sind teilweise in der Forschungsgeschichte der Stratigraphie der Tongruben von Bethel bei Bielefeld zu suchen. Bentz (1924b) gebrauchte seine Schichtbezeichnungen in einem biostratigraphischen Sinn. Seine „Oberen Subfurcatenschichten" enden mit dem letztmaligen Auftreten von Strenoceraten, während seine „Unteren Parkinsonienschichten" durch das Erstauftreten von Parkinsonien definiert waren. Zumindest bis zur Abfassung seiner Dissertation (Bentz 1924a) war ihm noch nicht bekannt, daß sich in den Gruben von Bethel bei Bielefeld zwischen diesen beiden Schichtgliedern noch weitere stratigraphische Einheiten befinden. Dies sind die später von ihm selbst (Bentz 1928) als „Pseudogarantianen-Schichten" und „Perisphincten-Schichten" bezeichneten Schichtglieder, die zur Garantiana-Zone gehören. Obwohl Bentz (1928: 139) diese zusätzlichen stratigraphischen Einheiten in seiner Arbeit über die Strenoceraten und Garantianen von Bielefeld ausführlich beschrieb, bemerkte er nicht (1928: 143), daß Teile des Bifurcaten-Ooliths am Ipf seinen „Pseudogarantianen-Schichten" entsprechen. Vielmehr ging Bentz (1928) davon aus, daß der von ihm am Ipf als Subfurcaten-Oolith bezeichnete Abschnitt, der mit einer Mächtigkeit von 55 cm exakt dem Bifurcaten-Oolith seiner Dissertation entspricht, direkt vom Parkinsonien-Oolith überlagert wird und somit am Ipf die dortigen Perisphincten- und Pseudogarantianenschichten „ausfallen" würden. Einen Teil der Ammoniten des als Bifurcaten-Oolith bezeichneten Schichtabschnitts (Bentz 1924a) verglich er wohl als Folge dieser Annahmen fälschlicherweise mit solchen, die in Bielefeld in älteren Schichten vorkommen. Im Falle der von Bentz aus der jetzt **B3** genannten Schicht stammend angegebenen *G. schroederi* liegt wahrscheinlich eine Fehlbestimmung oder ein Irrtum hinsichtlich des Fundniveaus vor. Andererseits kann nicht ganz ausgeschlossen werden, daß Bentz stratigraphisch vollständigere Aufschlüsse als wir untersuchen konnte, in denen der untere Abschnitt des Bifurcaten-Ooliths tatsächlich eine reichere Ammonitenfauna aus der Niortense-Zone führte. Ein Indiz hierfür könnten seine Profile V und VIII darstellen (Bentz 1924a), in denen sich auch die lithologischen Verhältnisse im unteren Bereich der Schicht **B1** von unseren Beobachtungen unterscheiden. Die unterschiedlichen Angaben über die im Bifurcaten-Oolith am Ipf auftretenden Ammoniten sind also wohl auf günstigere Aufschlußverhältnisse und Fundmöglichkeiten im unteren Bereich dieses Schichtabschnitts, im übrigen auf Fehlbestimmungen aufgrund der oben geschilderten falschen Annahmen von BENTZ oder auch auf Ungenauigkeiten beim Aufsammeln der Stücke zurückzuführen. Leider sind die Belegstücke zu den BENTZschen Arbeiten während des 2. Weltkriegs in Berlin zerstört worden, so daß keine Nachuntersuchung und Neubestimmung dieses Materials mehr möglich ist.

5. Bio-/chronostratigraphische Gliederung der Schichtenfolge am Ipf

5.1. Niortense-Zone

5.1.1. Polygyralis-Subzone

Der Nachweis der Polygyralis-Subzone kann am Ipf nicht als gesichert gelten, doch enthalten die dem Bifurcaten-Oolith unterlagernden Schichtabschnitte lokal eventuell Ammoniten dieses Alters. Allenfalls der unterste Bereich der Schicht **B1**, aus dem ein *Strenoceras quenstedti* DIETL sowie ein weiteres, artlich aber nicht näher bestimmbares Exemplar dieser Gattung geborgen werden konnte, könnte noch diesem Zeitabschnitt angehören. Dies läßt sich aber in Ermangelung weiterer, stratigraphisch aussagekräftiger Ammonitenfunde nicht sicher entscheiden, da *Strenoceras quenstedti* nach DIETL (1983) sowohl in der Polygyralis- als auch in der Baculata-Subzone auftritt; gleiches gilt nach PAVIA (1973) für das Vorkommen von *Orthogarantiana haugi* in den französischen Seealpen. Der auf Abb. 4 gezeigte Fund steht interessanterweise morphologisch den südostfranzösischen Funden näher als etwa den Funden aus dem *haugi*-Horizont vom Aichelberg (DIETL 1988). Allerdings spricht die Ähnlichkeit des Strenoceraten-Fundes mit *Strenoceras quenstedti spinosum* (DIETL 1983, Taf. 2, Fig. 1) eher dafür, daß im untersten Bereich des Bifurcaten-Ooliths bereits die Baculata-Subzone vertreten ist. Diese Unterart ist charakteristisch für die Baculata-Subzone (DIETL 1983). In den von BENTZ (1924a, 1924b, 1926, 1928) untersuchten Aufschlüssen scheint dieser Schichtabschnitt mächtiger und reicher an Ammoniten ausgebildet gewesen zu sein (vgl. Kapitel 4).

5.1.2. Baculata-Subzone

Die Ammonitenart *Orthogarantiana baculata* aus dem unteren Drittel des Schichtkomplexes **B1** des Bifurcaten-Ooliths ist für die jüngste Subzone der Niortense-Zone charakteristisch und namengebend (DIETL 1988). Der abgebildete Fund von Oberdorf-Jüdischer Friedhof (Taf. 1, Fig. 1) zeigt erst auf der Wohnkammer die für *Orthogarantiana baculata* typische Verflachung der dort breiten Ventralseite, während auf dem Phragmokon noch keine Abflachung und lediglich ein relativ schmales Ventralband beobachtet werden kann. Es handelt sich somit um die von DIETL (1988) als *Garantiana baculata* α bezeichnete Frühform dieser Art, die den von der mittleren Schwäbischen Alb beschriebenen *cylindricum*-Horizont nun auch am Ipf belegt. Gut in dieses Bild paßt der Nachweis von *Strenoceras quenstedti* aus dem basalen Bereich der Schicht **B1**. Hinweise auf jüngere Faunenhorizonte der Baculata-Subzone fehlen bisher im Ipfgebiet (vgl. DIETL 1988). Offenbar liegt hier eine Schichtlücke vor, welche auch noch die gesamte Dichotoma-Subzone der darauffolgenden Garantiana-Zone umfaßt.

Ammonitenfauna des *cylindricum*-Horizonts:
Orthogarantiana baculata (Quenstedt) [M]
Strenoceras quenstedti Dietl [m]

5.2. Garantiana-Zone

5.2.1. Dichotoma-Subzone

Die Dichotoma-Subzone konnte von uns am Ipf nicht durch Ammonitenfunde belegt werden und scheint dort zu fehlen. Die von Dietl (1977, Taf. 4, Fig. 6; 1981, Taf. 1, Fig. 5a, b) als *Pseudogarantiana dichotoma* Bentz abgebildeten Stücke stammen nach ihrer Erhaltung aus der Schicht **B3**, die aber nach ihrer begleitenden Ammonitenfauna bereits in die Garantiana-Subzone zu stellen ist (s. u.).

5.2.2. Garantiana-Subzone

Faunenhorizont der *Garantiana suevica*

Aus dem oberen bzw. mittleren Bereich der Schicht **B1** und der Unterseite der Schicht **B2** liegen zwei Funde von *Garantiana* cf. *suevica* (Abb. 5) sowie eine relativ großwüchsige und evolute *Pseudogarantiana dichotoma* vor. Erstere erinnert etwas an *Garantiana trauthi robusta* Wetzel. Eine Abgrenzung dieses Faunenhorizonts nach unten im Profil ist aufgrund der am Ipf vorhandenen Schichtlücke nicht möglich.

Der vom Ipf beschriebene Lectotypus von *G. suevica* stammt nach eigener Überprüfung zweifellos von der Oberseite der Schicht **B2**, weswegen diese Art von uns als Indexart des Faunenhorizonts ausgewählt wurde (s. S. 24). Die Schicht **B2** führt eine hinsichtlich des Einsetzens der die Ventralseite querenden Berippung und der Endgröße eine recht einheitliche Garantianenfauna. Neben feiner und dichter berippten, relativ schlanken Formen (Varietäten *subgaranti* und *garantiana*) finden sich mit der typischen *G. suevica* auch gröberberippte Formen. Als Einzelfund fand sich außerdem noch eine *G.* aff. *platyrryma*. Weitere Ammonitentaxa sind im *suevica*-Horizont selten.

Ammonitenfauna des *suevica*-Horizontes:
Garantiana aff. *platyrryma* (Buckman) [M]
G. suevica Wetzel [M]
G. suevica Wetzel var. *subgaranti* [M]
G. suevica Wetzel var. *garantiana* [M]
Pseudogarantiana dichotoma Bentz [m]
P. dichotoma var. *nodosa* Bentz [m]
P. minima (Wetzel) [m]
Strigoceras sp. [M]
Spiroceras annulatum (Deshayes) [?M]

Faunenhorizont der *Garantiana subgaranti*

In der Schicht **B3** des Bifurcaten-Ooliths werden die Garantianen nun etwas größer als im *suevica*-Horizont, wobei eindeutig die Morphospezies *Garantiana subgaranti* dominiert. Wir verwenden diese daher als Indexart des *subgaranti*-Faunenhorizonts. Daneben treten aber auch schon erste Übergangsformen zu *G. wetzeli* neben häufigen Funden der mikroconchen *Pseudogarantiana dichotoma* auf.

Auch mit *G. garantiana* (D'ORBIGNY) vergleichbare Formen kommen in dieser Schicht vor. *Cadomites* und *Strigoceras* stellen lediglich akzessorische Faunenelemente dar. Die Abgrenzung des *subgaranti*-Horizonts zum *suevica*-Horizont im Liegenden ist in erster Linie durch die Evolution der Garantianen gekennzeichnet. Es fehlen nunmehr die grobberippten *suevica*-Formen, dafür steht *G. subgaranti* mit ihren abgeflachten Flanken, prorsiradiaten und stärker geschwungenen Rippen im Vordergrund. Neben Exemplaren mit einer relativ späten ventralen Rippenüberquerung kommen Stücke vor, bei denen diese bereits erheblich früher einsetzt. Diese leiten dann schon zur *wetzeli*-Gruppe über, die im nächstjüngeren Faunenhorizont vorherrschend wird.

Ammonitenfauna des *subgaranti*-Horizontes:
Garantiana subgaranti WETZEL [M]
G. subgaranti WETZEL var. *wetzeli* [M]
G. subgaranti WETZEL var. *garantiana* [M]
Pseudogarantiana dichotoma BENTZ [m]
P. cf. *minima* (WETZEL) [m]
Cadomites sp. [M]
Strigoceras sp. [M]

5.2.3. Tetragona-Subzone

Faunenhorizont der *Garantiana wetzeli*

Die Unterseite des Parkinsonien-Ooliths (Schicht **P1ai**) stellt den Typushorizont der Art *Garantiana densicosta* (QUENSTEDT) [präokk.] (= *Garantiana wetzeli* TRAUTH, s.u.) dar. Dieser wird durch Garantianen charakterisiert, die sich um die Morphospezies *G. wetzeli* scharen. Gegenüber dem älteren *subgaranti*-Horizont herrschen im *wetzeli*-Horizont noch feiner berippte und etwas größer werdende Garantianen vor, bei denen die ventrale Rippenquerung nun deutlich früher einsetzt. Auf der entgegengesetzten Seite des Variabilitätsspektrums treten vereinzelt schon Übergangsformen zu *G. tetragona* auf, die dann im nachfolgenden *tetragona*-Horizont dominierend werden. Sowohl Pseudogarantianen als auch makroconche Garantianen vom *subgaranti*-Morphotyp sind stark unterrepräsentiert. Häufig sind im *wetzeli*-Horizont großwüchsige Perisphinctiden der Gattung *Prorsisphinctes* (bis 35 cm Durchmesser). Die zugehörigen Mikroconche dieser Perisphinctiden treten eigentümlicherweise völlig zurück. Im unterlagernden *subgaranti*-Horizont fehlen Funde von Perisphinctiden allerdings noch völlig. Strigoceraten wurden nur durch wenige Einzelfunde bekannt (Sammlung SMNS). Die letzteren liefern keinen signifikanten Beitrag zur Charakterisierung der Faunenhorizonte.

Ammonitenfauna des *wetzeli*-Horizontes:
Garantiana wetzeli TRAUTH [M]
G. wetzeli TRAUTH var. *tetragona* [M]
G. wetzeli TRAUTH var. *subgaranti* [M]
Pseudogarantiana dichotoma BENTZ [m]
P. minima (WETZEL) [m]
Prorsisphinctes ex gr. *pseudomartinsi* (SIEMIRADZKI) [M]
Cleistosphinctes ex gr. *althoffi* (WETZEL) [m]
Parkinsonia n. sp. [M]
Strigoceras sp. [M]

Faunenhorizont der *Garantiana tetragona*

Der *tetragona*-Horizont in der Schicht **P1aii** des Parkinsonien-Ooliths wird am Ipf im wesentlichen durch zwei Faunenbestandteile charakterisiert. Dies ist zum einen die relativ großwüchsige Art *Garantiana tetragona*. Besonders kennzeichnend für diese leicht kenntliche Form ist, daß die Rippen die Ventralseite schon sehr früh auf dem Phragmokon vollständig überbrücken. Zum anderen fallen die zahlreichen mikroconchen Perisphinctiden der Gattung *Cleistosphinctes* auf. Makroconche Perisphinctiden sind nunmehr im Gegensatz zum darunterliegenden *wetzeli*-Horizont die Ausnahme.

Neben den Garantianen der *tetragona*-Gruppe finden sich als große Seltenheiten relativ kleinwüchsige Garantianen, die wir mit der Art *G. quenstedti* identifiziert haben. Sie stehen zuweilen bereits der jüngeren Chronospezies *G. ipfensis* n. sp. nahe, die aber einen größeren Durchmesser erreicht und sich durch beknotete Rippenspaltpunkte unterscheidet. Pseudogarantianen komplettieren das Garantianen-Faunenspektrum des *tetragona*-Horizontes.

Die Abgrenzung zum nächstälteren Faunenhorizont, dem *wetzeli*-Horizont, kann am Ipf unter zweierlei Gesichtspunkten erfolgen. Das Variabilitätsspektrum der Garantianen verschiebt sich gegenüber dem *wetzeli*-Horizont erneut. Vorherrschend sind die großwüchsigen, typischen *tetragona*-Formen. Die zur *quenstedti*-Gruppe gehörenden Garantianen bilden lediglich einen akzessorischen Faunenbestandteil. Daneben sind die im *wetzeli*-Horizont gehäuft auftretenden makroconchen Perisphinctiden nunmehr beinahe verschwunden, wogegen mikroconche Perisphinctiden das häufigste Element der gesamten Ammonitenfauna darstellen.

Ammonitenfauna des *tetragona*-Horizontes:
Garantiana tetragona Wetzel [M]
G. tetragona Wetzel var. *wetzeli* Trauth [M]
G. quenstedti Wetzel [M]
G. quenstedti Wetzel var. *coronata* [M]
Pseudogarantiana minima Bentz [m]
Cleistosphinctes ex gr. *althoffi* (Wetzel)[m]
Cleistosphinctes sp. [m]
Prorsisphinctes sp. [M]
Parkinsonia n. sp. [m]

5.3. Parkinsoni-Zone

Hinsichtlich der Ammonitenführung des *subarietis* α- sowie des *subarietis* β-Horizontes (Acris-Subzone der Parkinsoni-Zone), die am Ipf im Hangenden der Schicht **P1aii**, also in den Schichten **P1b–P3a** des Parkinsonien-Ooliths nachweisbar sind, sei auf die ausführliche Darstellung bei Dietze (2000) verwiesen. Hierzu kann ergänzt werden, daß in der Schicht **P1b** neben der typischen *Pseudogarantiana minima* (vgl. Dietze 2000, Taf. 2, Fig. 3) vom Aufschluß Ob-Jü deren Varietäten *pusilla* und *postrema* nachgewiesen werden konnten (Taf. 13, Fig. 6). Aus der Schicht **P2** desselben Aufschlusses konnte zwischenzeitlich neben *P. minima* auch noch *P. dichotoma* geborgen werden (Taf. 13, Fig. 4–5).

Aus dem *subarietis* α-Horizont liegen nur sehr wenige Garantianenfunde vor (vgl. Dietze 2000). Diese wenigen Funde (*Garantiana tetragona* in Dietze 2000, Taf. 2, Fig. 2 und *G. quenstedti* in Dietze 2000, Taf. 2, Fig. 1) lassen gegenüber solchen aus dem *tetragona*-Horizont keinen evolutiven Fortschritt erkennen. Allerdings erscheint es möglich, daß sich das Variabilitätspektrum der Garantianen des *subarietis* α-Horizontes bei Vorliegen von zusätzlichem Material gegenüber demjenigen des *tetragona*-Horizonts etwas verschieben könnte.

Im darauffolgenden *subarietis* β-Horizont ist dann eine deutliche Veränderung der Garantianenfauna festzustellen (vgl. die von Dietze 2000 aus diesem Faunenhorizont vom Ipf abgebildeten Garantianen-Funde). In diesem biostratigraphischen Abschnitt, der, wie aus der sehr ähnlichen Parkinsonien-Fauna in beiden Horizonten hervorgeht, zeitlich wohl dicht auf den *subarietis* α-Horizont folgt, kommen nur noch Garantianen der *alticosta*-Gruppe (= *Odontolkites* sensu Gauthier et al. 2000) vor. Die *tetragona*-Formen sind dagegen bereits vollkommen verschwunden. Eine wirkliche Übereinstimmung ist jedoch weder mit den von Wetzel (1911) aus Bielefeld beschriebenen Formen noch mit den englischen oder französischen Formen um *G. longidoides* gegeben, so daß die Formen vom Ipfgebiet hier neu beschrieben und benannt werden müssen (siehe S. 29).

6. Systematischer Teil

6.1. Vorbemerkungen zu den Garantianinae

Die makroconchen Ammoniten der Subfamilie Garantianinae aus der Garantiana- und der Parkinsoni-Zone verteilen sich auf zwei konventionelle, zeitlich aufeinander folgende Gattungen, *Orthogarantiana* Bentz, 1928 und *Garantiana* Mascke, 1907. Zwei weitere nominelle Gattungen *Subgarantiana* Bentz, 1928 und *Hlawiceras* Buckman, 1921 werden hier beide als jüngere Synonyme von *Garantiana* angesehen. Die von Gauthier et al. (1995, 1996) wieder aufgegriffene Gattung *Odontolkites* Buckman, 1925 kann aus taxonomischen Gründen nicht für die Gruppe um *G. alticosta* (*G. longidoides*, *G. alticosta*, *G. coronata*, *G. quenstedti*, *G. ipfensis* n. sp.) in der Parkinsoni-Zone aufrecht erhalten werden. Typusart der Gattung *Odontolkites* ist nämlich die Art *Ammonites Parkinsoni longidens* Quenstedt, 1846. Deren verschollener Lectotypus (Quenstedt 1846: 144, Taf. 11, Fig. 10, design. Rollier 1911: 290) stammt aus den „Eisenoolithen des Braunen Jura δ“ vom Farrenberg bei Mössingen und stellt nach der Abbildung und der Fundlokalität sehr wahrscheinlich eine *Orthogarantiana* aus der *althoffi*-Gruppe dar (vgl. Dietl et al. 1979). Die Fundschicht dürfte der deutlich älteren Polygyralis-Subzone der Niortense-Zone zuzurechnen sein. Das von Buckman (1925) von Burton Bradstock abgebildete Fundstück kann mit Sicherheit nicht zur Art *longidens* Quenstedt gestellt werden. Das Astarte Bed von Burton Bradstock ist außerdem mit Sicherheit jünger; sein stratigraphischer Umfang umfaßt in gelegentlich an der Bankunterseite auftretenden Linsen eventuell geringfügig ältere Schichten als die der Acris-Subzone. Im übrigen ist das Astarte-Bed von Dorset in die Acris-Subzone zu stellen (Chandler et al., in Vorbereitung). Wir schließen in vorliegender Arbeit die Garantianen der *alticosta*-Gruppe in die Gattung *Garantiana* mit ein. Einer von uns (H.G., vgl. Gauthier et al. 1996, 2000) vertritt die Meinung, diese Gruppe sei als eigenständige Gattung oder Untergattung von *Garantiana* s. str. abzutrennen, und beabsichtigt, dieser Frage separat eine weitere Arbeit zu widmen.

Ähnlich wie bei dem von Metz (1992) beschriebenen norddeutschen Material aus der Niortense-Zone zeigen die Garantianen vom Ipf fließende Übergänge sowohl innerhalb eines Faunenhorizonts als auch zwischen zeitlich aufeinanderfolgenden Formen. Die meisten Abgrenzungen in der Literatur auf Gattungs- oder Untergattungsniveau beruhen auf rein morphologischen Kriterien. Sie erscheinen dementsprechend recht willkürlich und verschleiern die natürlichen phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb dieser Ammonitengruppe. Die bei den Garantianinae ab dem Übergangsbereich Baculata-/Dichotoma-Subzone zu beobachtende Veränderung des Rippenschwunges von rectiradiat zu prorsiradiat, besonders ausgeprägt auf der Ventralseite, ist auch bei unseren Funden deutlich zu erkennen. Dieser Übergang von *Orthogarantiana* zu *Garantiana* vollzieht sich recht kontinuierlich, was auch hinsichtlich der Breite des Ventralbands oder des Vorhandenseins oder Fehlens lateraler Knötchen gilt. Zudem haben unter anderen schon GAUTHIER et al. (1996) zutreffenderweise darauf hingewiesen, daß die Typusarten der Gattungen *Hlawiceras* BUCKMAN und *Subgarantiana* BENTZ – darin werden die Garantianen mit prorsiradiater Berippung meist zusammengefaßt – unglücklich gewählt worden sind. Der Typushorizont von „*Hlawiceras*“ *platyrrymum* BUCKMAN, 1921 liegt in der Dichotoma-Subzone (CALLOMON & COPE 1995: 69) oder vielleicht sogar noch in der Niortense-Zone, wie der Fund eines Caumontisphincten im Astarte Bed von Louse Hill (Slg. DIETZE) nahelegt. Diese Art erinnert mit ihrem breiten Ventralband und den kaum vorwärtsgeneigten Rippen noch sehr an die ältere *Orthogarantiana baculata*. Bei „*Subgarantiana*“ *subgaranti* BENTZ handelt es sich um eine geradezu typische *Garantiana* aus der *G. garantiana*-Gruppe und damit gerade um einen Vertreter derjenigen (Unter-)Gattung, von der sie sich eigentlich unterscheiden soll. Der Typushorizont befindet sich ohne Zweifel innerhalb der Garantiana-(bzw. Subgaranti-) Subzone. Hinsichtlich der Verwendung der Gattungen *Subparkinsonia* MASCKE, 1907, *Baculatoceras* MASCKE, 1907 sowie *Praeparkinsonia* SCHMIDTILL & KRUMBECK, 1931 verweisen wir auf die Ausführungen von ARKELL (1956) und METZ (1992).

Dem Vorschlag von METZ (1992), sämtliche Garantianen unter dem Prioritätsgesichtspunkt der mikroconchen Gattung *Strenoceras* zuzuordnen, wollen wir nicht folgen. Wenn man unter konsequenter Anwendung biologischer Gesichtspunkte in dieser Weise taxonomisch vorgehen würde (vgl. WILLMANN 1985: 100), gäbe man die Möglichkeit zur Unterscheidung altersverschiedener Chronospezies und damit eine hochauflösende Datierung und Korrelation von Profilen aus der Hand. Demgegenüber halten wir den einzigen Gattungsnamen *Garantiana* als völlig ausreichend für sämtliche makroconchen Formen der „jüngeren“ Garantianen, die in der vorliegenden Arbeit behandelt werden.

6.2. Beschreibung neuer oder seither ungenügend bekannter Arten der Gattung *Garantiana*

Superfamilie Stephanocerataceae NEUMAYR, 1875
Familie Stephanoceratidae NEUMAYR, 1875
Unterfamilie Garantianinae WETZEL, 1937

Bemerkung. – Die phylogenetische Stellung der Garantianinae innerhalb der Stephanocerataceae ist noch nicht hinreichend geklärt, doch folgen wir hier der bisherigen Klassifikation von DONOVAN et al. (1981). Im Gegensatz zu anderen Vertretern der Familie Stephanoceratidae zeichnen sich die Garantianinae allerdings durch den Besitz eines Praestriaptychus aus (vgl. SCHWEIGERT 2000).

Gattung *Garantiana* Mascke, 1907

Typusart: *Ammonites garantianus* d'Orbigny, 1845.

Garantiana suevica Wetzel [M]

Taf. 1, Fig. 3; Taf. 2, Fig. 1–2; Taf. 3, Fig. 1; Taf. 5, Fig. 1

v 1886 *Ammonites Garantianus.* – Quenstedt, S. 594, Taf. 71, Fig. 15 [= Lectotypus].
v non 1886 *Ammonites Parkinsoni.* – Quenstedt, S. 599, Taf. 71, Fig. 18 [Syntypus von *G. suevica* Wetzel, zu *G. ipfensis* n. sp. gehörend].
v *1911 *Garantiana Suevica* n. sp. – Wetzel, S. 165, pars [nur LT].
?1915 *Garantia bifurcata* Zieten. – Douvillé, S. 14, Taf. 2, Fig. 6, non Fig. 7, 9 [= *G. baculata*].
aff. 1928 *Garantiana (Subgarantiana) suevica* Wetzel. – Bentz, S. 190, Taf. 17, Fig. 3 [= *G. trauthi* Bentz].
1972 *Garantiana (G.) garantiana* (d'Orbigny). – Pavia, Taf. 19, Fig. 7.
v 1985 *Garantiana (Hlawiceras) suevica* Wetzel 1911. – Schlegelmilch, S. 92, Taf. 32, Fig. 11.

Lectotypus: Original zu Quenstedt 1886, Taf. 71, Fig. 15, designiert von Schlegelmilch (1985). Hier nochmals abgebildet auf Taf. 1, Fig. 3; aufbewahrt im GPIT, o. Nr.

Schon Bentz (1924b: 151) erkannte, daß einer der beiden Syntypen Wetzels (Quenstedt 1886–87: 594, Taf. 71, Fig. 15), wie auch Quenstedt angab, tatsächlich aus dem Bifurcaten-Oolith stammt. Dies bestätigte sich nun durch die Funde mehrerer Topotypen. Der andere Syntypus dieser Art stammt aus den „Clavellaten-Tonen" des „Braunen Jura ε" von Eningen/Achalm. Schlegelmilch (1985) designierte das Stück vom Ipf zum Lectotypus der Art, nachdem schon Wetzel (1954) selbst irrtümlich der Auffassung war, er habe dieses Quenstedt-Stück 1911 als Typus vorgeschlagen.

Locus typicus: Bopfingen-Oberdorf; östliche Schwäbische Alb, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Bifurcaten-Oolith, Top der Bank **B2** (Ober-Bajocium, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont).

Nachweise: Süddeutschland, Frankreich.

Untersuchtes Material: Holotypus und 25 Exemplare vom Ipf, 3 Exemplare aus Röttingen (Vorland der östlichen Schwäbischen Alb).

Diagnose. – Vergleichsweise kleinwüchsige, mäßig evolute Art der Gattung *Garantiana* mit schlankem, hochrechteckigem Windungsquerschnitt und grober Skulptur auf der Wohnkammer.

Beschreibung. – Die eine Flanke des Lectotypus liegt in Steinkernerhaltung vor und bedurfte offensichtlich keiner Präparation, da sie in eine Mergelschicht (**B3**) hineinreichte. Die andere Flanke weist dagegen deutliche Präparationsspuren auf. Dort wurden an zwei Stellen im Ammonit befindliche Löcher künstlich mit rötlichem, oolithischem Material gefüllt, das wohl aus dem Parkinsonien-Oolith stammt und mit einem Bindemittel vermischt wurde. Die Original-Matrix des Lectotypus besteht aus einem gelblich-braun gefärbten Kalkmergel mit dunkleren Eisenooiden. Die groben, vorwiegend biplikaten Rippen sind prorsiradiat. Zusätzlich treten auf den inneren Windungen gelegentlich Einzelrippen auf. Bei adulten Stücken können auf der Wohnkammer neben den biplikaten Rippen noch Schaltrippen vorhanden sein. Die Berippung quert die Ventralseite in der Regel erst kurz vor der Mündung.

Auf manchen Schalenexemplaren sind bis zum Ende des Phragmokons Knötchen an den Rippenspaltpunkten zu beobachten. Im *suevica*-Horizont zeichnen sich die Garantianen durch ihr schmales Ventralband aus. Allerdings ist hinsichtlich der Berippungsdichte, des Windungsquerschnitts und, in engeren Grenzen, auch hinsichtlich des Beginns der ventralen Rippenquerung eine gewisse Variabilität zu beobachten. Lediglich die unten erwähnte *G.* aff. *platyrryma* (Taf. 1, Fig. 6) liegt weit außerhalb der Variabilität dieser Gruppe und wird deswegen nicht der Chronospezies *G. suevica* zugerechnet.

Die Art *G. suevica* zeigt noch morphologische Anklänge an die aus Bielefeld beschriebene Art *G. trauthi* (Bentz 1928: 196, Taf.18, Fig.2), allerdings ist sie etwas evoluter, der Windungsquerschnitt deutlich schlanker und die Ventralrinne entsprechend schmäler. Außerdem sind die Innenwindungen von *G. trauthi* gröber berippt. Die beiden tiefsten im Profil gefundenen Stücke (*G.* cf. *suevica*) stehen *G. trauthi* aber noch recht nahe. Die Variationsbreite der Stücke reicht von groben, kräftig berippten Formen, die der Indexart *G. suevica* entsprechen, über die besonders häufigen Varietäten *garantiana* und *subgaranti* bis hin zu äußerst feinberippten Extremformen, die in diesem Merkmal schon die Morphologie der jüngeren Art *Garantiana wetzeli* Trauth andeuten (var. *wetzeli*). Alle Morphotypen erreichen etwa dieselbe mittlere Endgröße um 70–80 mm.

Vergleiche. – *Garantiana garantiana* (d'Orbigny), die Typusart der Gattung *Garantiana*, stellt eine Form dar, die gegenüber typischen Stücken von *G. suevica* einen schlankeren, stärker hochovalen Windungsquerschnitt besitzt. Der von Arkell (1956, Taf.35, Fig.2) designierte Lectotypus aus der Sammlung d'Orbignys (no. 2149 C-1) stammt aus dem Oolithe ferrugineuse von Saint-Vigor (vgl. Gauthier & Rioult 1994: 108, Taf.47, Fig.1). Das Stück wurde zwischenzeitlich nachpräpariert (Taf.4, Fig.1) und zeigt kurz vor dem Ende der Wohnkammer ein komplettes Übersetzen der Rippen über die Ventralseite. In diesem Bereich liegt noch Schalenerhaltung vor. Mehrere Belegstücke aus dem *suevica*-Horizont vom Ipf (Taf.5, Fig.1) entsprechen dieser Form recht gut. Ein weiterer von d'Orbigny (1845, Taf.123, Fig.3–4) abgebildeter Syntypus dieser Art wurde von Wetzel (1937) als *G. orbignyana* abgetrennt. Dieses Taxon ist jedoch wegen ungenügender Merkmale des Holotypus als nomen dubium zu betrachten.

Garantiana subgaranti Wetzel [M]

Taf.3, Fig.2; Taf.4, Fig.2; Taf.6, Fig.1–3, 6

v * 1911 *Garantiana subgaranti* n. sp. – Wetzel, S.175, Taf.13, Fig.3–4.

1915 *Garantia bifurcata* Zieten. – Douvillé, S.14, Taf.2, Fig.8.

1924 *Garantia wetzeli* Trauth. – Bentz, S.169, Taf.8, Fig.1.

1928 *Garantiana (Subgarantiana) subgaranti* Wetzel. – Bentz, S.189, Taf.16, Fig.1 [= var. *garantiana*].

1933 *Garantiana garantiana* (d'Orbigny). – Arkell, Taf.34, Fig.2.

1972 *Garantiana (Hlawiceras) trauthi* Bentz. – Pavia, S.108, Taf.19, Fig.3.

non 1974 *Garantiana (Subgarantiana) subgaranti* Wetzel. – Dietl, S.13, Taf.2, Fig.5 [= *G. platyrryma*].

cf. 1976 *Strenoceras (?Pseudogarantiana) quenstedti* Wetzel. – Parsons, Taf.2, Fig.3.

1985 *Garantiana (Hlawiceras) subgaranti* Wetzel. – Rostovtsev, S.154, Taf.42, Fig.5.

v 1987 *Garantiana (Garantiana) garantiana* (d'Orb.). – Callomon et al., Taf.1, Fig.2.

v 1996 *Garantiana garantiana* (d'Orbigny). – Gauthier et al., Taf.12, Fig.4, non Fig.5, 7, 9.

Lectotypus: Original zu Wetzel 1911, Taf.13, Fig.3–4, aufbewahrt im IMGPGö, o. Nr. Nachdem Rostovtsev (1985) und Besnosov & Mitta (1993) Wetzels einziges abgebildetes Stück aus dieser Syntypenserie (Taf.13, Fig.3–4) irrtümlich als Holotypus bezeichnet haben, designieren wir dieses Stück nunmehr formal zum Lectotypus dieser Art und bilden es auf Taf.6, Fig.3 erneut ab.

Locus typicus: Tongruben von Bethel bei Bielefeld.

Stratum typicum: „Untere Parkinsonien-Schichten“ [Ober-Bajocium, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone]. Am Ipf ist der *subgaranti*-Horizont in der Schicht **B3** enthalten.

Nachweise: Nord- und Süddeutschland, Frankreich, England, Transkaukasus.
Untersuchtes Material: Lectotypus und 20 Exemplare vom Ipf.

Diagnose. – Schlanke, mäßig feinrippige Art der Gattung *Garantiana* mit hochrechteckigem Windungsquerschnitt.

Beschreibung. – Bei der Art *G. subgaranti* Wetzel handelt es sich um eine der Art *G. garantiana* (d'Orbigny) recht ähnliche Form. Beide sind nur schwer voneinander abgrenzbar. Wetzel (1911) begründete die Art *subgaranti* auf vier Syntypen aus Bielefeld, deren genauer Fundhorizont ihm jedoch nicht bekannt war. Beim Lectotypus handelt es sich wohl um ein juveniles Exemplar aus der *garantiana*-Gruppe mit einem knappen halben Umgang Wohnkammer, deren Rippen in Lateralansicht etwas stärker nach vorne geneigt sind als dies beim Lectotypus von *G. garantiana* der Fall ist. Zudem ist der Windungsquerschnitt von *G. subgaranti* bei vergleichbarer Größe etwas schlanker als derjenige von *G. garantiana*. Nach Material aus Frankreich und Süddeutschland zu urteilen, bleibt *G. subgaranti* im Durchschnitt etwas kleiner als *G. garantiana*. *G. subgaranti* Wetzel könnte auch alternativ als subjektives jüngeres Synonym der Morphospezies *G. garantiana* (d'Orbigny) aufgefaßt werden (Gauthier et al. 1995, 1996), doch ist letztere als Chronospezies ungeeignet, da ihr Fundhorizont nicht präzisiert werden kann.

Im *subgaranti*-Horizont dominieren Formen, die sich aufgrund ihres relativ flachen Windungsquerschnitts an die Varietät *subgaranti* der älteren Chronospezies *Garantiana suevica* anschließen (Taf. 5, Fig. 2). Bei ihnen quert die Berippung die Ventralseite in der Regel in demselben Stadium wie bei den Stücken aus dem *suevica*-Horizont. Daneben kommen aber auch gröberberippte Varietäten mit einem rundlicheren Windungsquerschnitt vor (Taf. 3, Fig. 2; Taf. 4, Fig. 2; Taf. 6, Fig. 2). Extrem feinrippige und teilweise etwas rundlichere Formen, deren Ventralseite bei Schalenerhaltung gegenüber den bisher besprochenen schon deutlich früher von den Rippen gequert wird, liegen uns von Ob-Jü (Taf. 6, Fig. 6) und aus der Schicht **B3** von Ob-Ka (Sammlung Bolter, Ellwangen) vor. Sie stellen Übergangsformen zur Chronospezies *G. wetzeli* Trauth dar und werden als *Garantiana subgaranti* var. *wetzeli* bezeichnet.

Garantiana wetzeli Trauth [M]

Taf. 7, Fig. 1–3; Taf. 8, Fig. 1–2; Taf. 9, Fig. 1–2

v 1886 *Ammonites Parkinsoni densicosta*. – Quenstedt, S. 604, Taf. 72, Fig. 1–2.
1911 *Garantiana* cf. *densicosta* Qu. – Wetzel, S. 161, Taf. 11, Fig. 4–7.
* 1923 *Garantia wetzeli* n. sp. – Trauth, S. 239.
non 1924 *Garantia wetzeli* Trauth. – Bentz, S. 169, Taf. 8, Fig. 1 [= *G. subgaranti*].
non 1928 *Garantiana (Subgarantiana) Wetzeli* Trauth var. *intermedia* nov. var. – Bentz, S. 192, Taf. 17, Fig. 4.
non 1963 *Garantiana wetzeli* Trauth cf. var. *intermedia* Bentz. – Zesashvili, S. 30, Taf. 3, Fig. 5a, 6.
v 1985 *Garantiana (Garantiana) wetzeli* Trauth 1923. – Schlegelmilch, S, 91, Taf. 32, Fig. 5.
1996 *Garantiana (?Garantiana)* cf. *wetzeli* Trauth. – Seyed-Emami et al., S. 95, Taf. 1, Fig. 6.
1999 *Garantiana (Hlawiceras) tetragona* Wetzel, 1911. – Wierzbowski et al., S. 47, Abb. 17.2–3.
v 1999 *Ammonites Parkinsoni densicosta*. – Gauthier & Rioult, Taf. 1, Fig. 1.

Holotypus: *Ammonites parkinsoni densicosta* Quenstedt 1886, Taf. 72, Fig. 1, GPIT. Hier nochmals abgebildet als Taf. 7, Fig. 2. Durch die Abtrennung der Art *G. wetzeli* (= *Am-*

monites Parkinsoni densicosta QUENSTEDT 1886, Taf. 72, Fig. 1) durch TRAUTH (1923) könnte QUENSTEDTS Original zu Taf. 72, Fig. 2 als Lectotypus von *G. densicosta* aufgefaßt werden, da QUENSTEDT (1886) seine Art *densicosta* lediglich auf die beiden abgebildeteten Stücke vom Ipf begründet hatte. Die Syntypenserie umfaßte im TRAUTHschen Sinn nur zwei Stücke. Schon CALLOMON et al. (1987) und DIETL (1990) haben völlig zutreffend darauf hingewiesen, daß es sich bei „*Ammonites Parkinsoni densicosta*“ (QUENSTEDT 1886, Taf. 2, Fig. 2), der von PAVIA (1973) irrtümlich als Lectotypus für eine „*Parkinsonia*“ *densicosta* designiert worden war, in Wirklichkeit um einen feinberippten Vetreter der Gattung *Garantiana* handelt. Die formale Lectotypus-Designation dieses Stücks besitzt indes Gültigkeit. Der Artname *densicosta* ist jedoch durch das Taxon *Ammonites falcaries densicosta* QUENSTEDT (1884: 100) präokkupiert. Eine Entscheidung der Internationalen Nomenklaturkommission zur Konservierung des Artnamens *tetragona* WETZEL bei gleichzeitiger Unterdrückung des älteren Synonyms *densicosta* QUENSTEDT, wie von GAUTHIER & RIOULT (1999) vorgeschlagen wurde, erübrigt sich hiermit. Für den präokkupierten Artnamen *densicosta* müßte ein neuer Name eingeführt werden. Hierauf kann aber verzichtet werden, da der Holotypus von *Garantiana wetzeli* TRAUTH gleichzeitig ein Topotypus von *Garantiana densicosta* nom. praeokk. ist und die letztere Art nach unseren Untersuchungen in die Variabilität von *Garantiana wetzeli* TRAUTH fällt.

Locus typicus: Bopfingen-Oberdorf; östliche Schwäbische Alb, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Parkinsonien-Oolith, Schicht **P1ai** (Garantiana-Zone, *wetzeli*-Faunenhorizont).

Nachweise: Süddeutschland, Frankreich, Polen, Iran.

Untersuchtes Material: Holotypus und über 25 Exemplare vom Ipf, 1 Exemplar aus Röttingen (Vorland der östlichen Schwäbischen Alb).

Diagnose. – Mittelgroße, evolute Art der Gattung *Garantiana* mit schlankem Windungsquerschnitt. Berippung fein und sehr stark prorsiradiat, Primärrippen von Sekundärrippen kaum abgesetzt.

Beschreibung. – Eine Flanke des Holotypus liegt in der für die Ammoniten der Schicht **P1ai** typischen, in verschiedenen Brauntönen schattierten Steinkernerhaltung vor, während die andere Seite noch teilweise Schalenerhaltung sowie deutliche Präparationsspuren zeigt. Bei *Garantiana wetzeli* TRAUTH handelt es sich um eine zwischen *G. subgaranti* und *G. tetragona* sowohl morphologisch als auch stratigraphisch vermittelnde Übergangsform. Allerdings bleibt *Garantiana wetzeli* TRAUTH im allgemeinen etwas kleiner als die jüngere Chronospezies *G. tetragona*. Die ventrale Rippenquerung beginnt im Übergangsbereich Phragmokon/Wohnkammer, während diese bei *G. tetragona* bereits auf dem Phragmokon einsetzt. Dies trifft auch zu, wenn man berücksichtigt, daß es sich beim Lectotypus von *G. tetragona* um ein Schalenexemplar handelt. Der Windungsquerschnitt ist hochoval. Es sei darauf hingewiesen, daß es sich beim Lectotypus von *G. densicosta* um ein auffallend großwüchsiges Stück handelt, das noch bis zum erhaltenen Durchmesser vollkommen gekammert ist. Die meisten Topotypen bleiben dagegen kleiner.

Maße:

	D	Wh	Wb	Nw	Zi/2	Za/2
Holotypus	90,5	31,5	27,3	34,4	30	~55

Vergleiche. – *G. wetzeli* TRAUTH unterscheidet sich von *G. tetragona* WETZEL durch ihren in der Regel geringeren Durchmesser und einen schlankeren, stärker gerundeten Windungsquerschnitt, eine länger anhaltende Ventralfurche ohne Rippenquerung und besonders durch den einen Kreisbogen beschreibenden Rippenverlauf, bei dem die Primärrippen gegenüber den Sekundärrippen kaum verdickt sind. *G. tetragona* wird außerdem im Adultstadium auffällig hochmündig und besitzt einen gerundet rechteckigen Windungsquerschnitt (Name!).

Bemerkungen. – Die Art *Garantiana wetzeli* TRAUTH stellt eine Vorläuferform von *Garantiana tetragona* Wetzel dar und könnte bei erweiterter Artauffassung auch in letztere einbezogen werden, wie dies von Gauthier & Rioult (1999) praktiziert wurde. Da die Art *Garantiana densicosta* (Quenstedt) nom. präokk. (= *Garantiana wetzeli* Trauth) aus ihrem Typushorizont jedoch von den typischen *tetragona*-Formen im darauffolgenden *tetragona*-Faunenhorizont durchaus unterscheidbar ist, wollen wir diese Möglichkeit einer hochauflösenden Stratigraphie mittels Unterscheidung von Chronospezies nutzen und halten beide Arten separat.

Pavia (1973) glaubte ebenso wie Nicolesco (1927/28) fälschlicherweise, daß es sich bei dem von Quenstedt (1886, Taf. 72, Fig. 2) abgebildeten Stück, dem Lectotypus der Art *G. densicosta* [nom. praeokk.], tatsächlich um einen Vertreter der Gattung *Parkinsonia* handeln würde. Diese Art ist als Indexart für eine mittlere Subzone der Parkinsoni-Zone, wie sie derzeit verwendet wird (Rioult et al. 1997, Tab. 6), völlig ungeeignet, da sie in diesem stratigraphischen Niveau gar nicht vorkommt.

Garantiana quenstedti Wetzel

Abb. 6; Taf. 14, Fig. 2–4

non 1846 *Ammonites Parkinsoni longidens.* – Quenstedt, S. 144, Taf. 11, Fig. 10 [= LT von *Garantiana longidens* (Quenstedt) und *G. praecursor* (Mayer)]
v 1857 *Ammonites Parkinsoni longidens.* – Quenstedt, S. 469 pars, nur Taf. 63, Fig. 7.
v 1886 *Ammonites Parkinsoni.* – Quenstedt, S. 604, Taf. 72, Fig. 3.
v * 1911 *Garantiana Quenstedti.* – Wetzel, S. 159 pars (nur Quenstedt-Original).
v cf. 1911 *Garantiana Quenstedti.* – Wetzel, S. 604 pars, Taf. 11, Fig. 2–3.
non 1972 *Garantiana (Hlawiceras)* cfr. *quenstedti* Wetzel. – Pavia, S. 109, Taf. 19, Fig. 4.
v 1985 *Garantiana (Hlawiceras) quenstedti* Wetzel 1911. – Schlegelmilch, S. 92, Taf. 32, Fig. 12.
? 1996 *Garantiana* (*Hlawiceras*) sp. – Seyed-Emami et al., S. 95, Taf. 1, Fig. 7.
v 2000 *Garantiana quenstedti* Wetzel. – Dietze, S. 7, Taf. 2, Fig. 1.

Lectotypus: Original zu Quenstedt 1857, Taf. 63, Fig. 7, designiert hierin, erneut abgebildet auf Taf. 14, Fig. 4, aufbewahrt am GPIT. Rollier (1911) wählte dasselbe Stück zum Lectotypus von *Parkinsonia praecursor* (Mayer) aus, doch erschien die Publikation von Wetzel (1911) schon im Oktober 1911 (freundl. Mitt. Dr. Obermiller, Stuttgart) und damit sicherlich früher als diejenige von Rollier, in der noch Nachträge aus dem August desselben Jahres eingearbeitet worden sind. Da von der letztgenannten Arbeit kein exaktes Publikationsdatum bekannt ist, wird gemäß § 21.3 des ICZN der 31.12.1911 zugrunde gelegt. Wetzel beschränkte den Artnamen *praecursor* Mayer somit bereits früher auf das ursprünglich von Quenstedt (1846) unter dem Artnamen *longidens* abgebildete Stück und errichtete für das 1857 publizierte Quenstedt'sche Exemplar vom Ipf ein neues Taxon *Garantiana quenstedti.* Rollier (1911) legte darüber hinaus aber einen Lectotypus für das Taxon *longidens* fest, der aus der Niortense-Zone (Polygyralis-Subzone) von Mössingen stammt (vgl. Gauthier et al. 2000). Die beiden Taxa *Orthogarantiana praecursor* (Mayer) und *O. longidens* (Quenstedt) stellen dadurch objektive Synonyme dar. Zu seinem neuen Taxon *Garantiana quenstedti* rechnete Wetzel (1911) dann noch einen Fund aus Bielefeld. Da er es dabei versäumt hatte, formell einen seiner Intention entsprechenden Holotypus für *Garantiana quenstedti* zu bezeichnen, wird dies hier durch die oben erfolgte subsequente Designierung eines Lectotypus nachgeholt. Die irrtümliche Bezeichnung des zweiten Syntypus als Holotypus von *Garantiana quenstedti* durch Pavia (1972) und Schlegelmilch (1985) besitzt keine taxonomische Relevanz.

Locus typicus: Ipf bei Bopfingen, östliche Schwäbische Alb.

Stratum typicum: Parkinsonien-Oolith, Schicht **P1aii** (Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont).

Nachweise: Südwestdeutschland (Ipfgebiet), ?Norddeutschland, ?Iran.

Untersuchtes Material: Lectotypus und 4 weitere Exemplare vom Ipfgebiet.

Diagnose. – Kleinwüchsige Art der Gattung *Garantiana* mit grober Skulptur, hochovalem Windungsquerschnitt und für die Garantianen der „*alticosta*-Gruppe“ charakteristischer Ausbildung der Externseite.

Beschreibung. – Vgl. Wetzel 1911: 159f.

Eine Bedornung der Rippenspaltpunkte in einem frühen bis mittleren Skulpturstadium, wie sie bei *Garantiana coronata* Wetzel typisch ist, fehlt vollständig. Dies kann als wichtiges Unterscheidungskriterium gegenüber dieser ansonsten ähnlichen Art gewertet werden.

Garantiana ipfensis n. sp. [M]

Taf. 15, Fig. 1–2; Taf. 16, Fig. 1–2

1886 *Ammonites Parkinsoni*. – Quenstedt, S. 599, Taf. 71, Fig. 18.
1985 *Subgarantiana alticosta* (We). – Stolmar, Abb. S. 184.
v 2000 *Garantiana* aff. *tetragona* Wetzel (n. sp. ?) [M]. – Dietze, S. 8, Taf. 13, Fig. 1 a-c, 2 a,b. – [Holotypus]
v 2000 *Garantiana alticosta* Wetzel [M]. – Dietze, S. 8, Taf. 11, Fig. 1 [=*G. ipfensis* n. sp. var. *alticosta*].
v 2000 *Garantiana coronata* Wetzel [M]. – Dietze, S. 8, Taf. 12, Fig. 1 [=*G. ipfensis* n. sp. var. *coronata*].
v 2000 *Garantiana* cf. *pompeckji* Wetzel [M]. – Dietze, S. 8, Taf. 11, Fig. 4.
v 2000 *Garantiana depressa* Wetzel [M]. – Dietze, S. 8, Taf. 11, Fig. 5 [=*G. ipfensis* n. sp. var. *depressa*].
v 2000 *Garantiana bentzi* Wetzel [M]. – Dietze, S. 8, Taf. 12, Fig. 2.

Holotypus: Original zu Dietze 2000, S. 8; Taf. 13, Fig. 1. Hier nochmals abgebildet auf Taf. 15, Fig. 1; aufbewahrt im SMNS, Inv. Nr. 64096/3.

Locus typicus: Bopfingen-Oberdorf, östliche Schwäbische Alb, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Parkinsonien-Oolith, Schicht **P2** (Ober-Bajocium, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, vgl. Dietze 2000).

Derivatio nominis: Nach dem Fundort am Ipf bei Bopfingen (östliche Schwäbische Alb).

Nachweise: Südwestdeutschland (Ipfgebiet und westliche Schwäbische Alb).

Untersuchtes Material: Etwa 20 Exemplare vom Ipf, 6 Exemplare aus Röttingen (Vorland der östlichen Schwäbischen Alb).

Diagnose. – Mittelgroße, evolute Art der Gattung *Garantiana* mit groben, prorsiradiaten, überwiegend biplicaten Rippen; letztere queren das Ventralband erst auf der letzten halben Windung vor der Mündung.

Beschreibung. – Beim Holotypus von *Garantiana ipfensis* n. sp. handelt es sich um ein vollständiges, körperlich mit Mundsaum erhaltenes Exemplar in Schalenerhaltung. Der Beginn der Wohnkammer ist nicht erkennbar. Auf demselben eisenoolithischen Handstück aus dem Parkinsonien-Oolith befindet sich noch eine *Parkinsonia subarietis*. Das Stück ist einseitig freipräpariert, einschließlich der Externseite. Es ist mäßig weitnabelig und besitzt einen hochovalen Windungsquerschnitt mit eingetiefter, vor der Mündung gerundeter Externseite. Die Skulptur besteht aus stark prorsiradiat vorschwingenden, vorwiegend biplicaten Rippen, daneben sind vereinzelte Einzelrippen und externe Schaltrippen zu beobachten. Der Rippenspaltpunkt befindet sich im äußeren Drittel der Windungshöhe, jedoch so tief, daß er von den nachfolgenden Windungen nicht verdeckt wird. Der hintere Ast jeder Spaltrippe ist fast immer nur schwach geschwungen. Der vordere Ast biegt an seinem Beginn auffällig nach vorne ab. Die Rippendichte bleibt im Laufe der Ontogenie fast konstant. Auf dem vorderen Abschnitt der Wohnkammer adulter Exemplare treten breite, gerundete Rippen auf. Bis zur ersten Hälfte der vorletzten Windung sind auf den Spaltpunkten leichte Knötchen entwickelt. Bei manchen Varianten dieser Chronospezies sind die Knötchen noch viel stärker ausgeprägt als beim Holotypus. Bei adulten Exemplaren queren die Rippen die Externseite bereits ab dem letzten Umgang ohne Unterbrechung. Dahinter ist die Externseite eingesenkt. Auf dem höchsten Punkt weisen die Rippen etwas zurückgebogene Höckerchen auf. Anschließend biegen die Rippen weiter vor und laufen in einem Winkel von etwa 120° aufeinander zu, erlöschen jedoch, ehe sie sich treffen. Die Windungsbreite ist innerhalb der Chronospezies relativ variabel, die Berippung kann besonders bei breitmündigen Exemplaren ausgesprochen grob werden.

Maße:

	D	Nw	Wb	Wh	Zi/2	Za/2
Holotypus	96,3	39,8	25	30,0	24	48
	74,0	28,0	22	24,0	20	38

Vergleiche. – *G. quenstedti* bleibt erheblich kleiner als *G. ipfensis* n. sp. und zeigt das vollständige Übersetzen der Rippen über die Ventralseite erst unmittelbar vor der Wohnkammer. *G. alticosta* Wetzel unterscheidet sich im allgemeinen durch deutlich kräftiger geschwungene hintere Rippenäste der Sekundärrippen. Bei *G. ipfensis* n. sp. sind in der Regel die vorderen Rippenäste der Sekundärrippen zunächst noch etwas nach vorn gebogen. *G. tetragona* Wetzel besitzt einen eckigeren Windungsquerschnitt, weist keinerlei Knötchen auf den Rippenspaltpunkten auf und unterscheidet sich durch ein in der Regel sehr frühzeitiges, bereits auf juvenilen Windungen einsetzendes Rippenqueren der Ventralseite. Gegenüber den ähnlichen Arten *G. longidoides* (Gauthier, Trévisan & Joron) und *G. alticosta* Wetzel setzt bei *G. ipfensis* n. sp. die Rippenquerung der Externseite im Durchschnitt deutlich früher ein. Auch die Windungsbreite bleibt bei *G. ipfensis* n. sp. im allgemeinen schmäler. Der Windungsquerschnitt der hier neu aufgestellten Art weist allerdings eine gewisse Variabilität von schmal hochmündig bis gerundet auf. Das Endstadium der Skulptur mit breitgerundeten Rippen ist bei *G. ipfensis* n. sp. deutlich länger als bei *G. longidoides*. Bei *G. alticosta* erscheinen die Rippen schärfer, und Schaltrippen fehlen fast ganz; dort ist das Skulptur-Endstadium mit breiten Rippen kaum noch entwickelt. Die Chronospezies *G. longidoides* nimmt in ihren Merkmalen eine intermediäre Position zwischen *G. ipfensis* n. sp. und *G. alticosta* Wetzel ein.

Bemerkungen. – Die hier als *G. ipfensis* n. sp. beschriebene Chronospezies scheint außerhalb Süddeutschlands noch nicht bekannt zu sein. Ein allein nach der Abbildung zu urteilen vergleichbares Stück aus dem Nord-Kaukasus, das von Besnosov & Mitta (1993, Taf. 8, Fig. 2) sowie Besnosov & Mitta (1998, Taf. 6, Fig. 6) publiziert wurde, erwies sich nach eigener Überprüfung des Originalstücks als sicher nicht hierzu gehörig. Allenfalls in die Nähe zur neuen Art *G. ipfensis* n. sp. zu stellen ist ein von Douvillé (1915, Taf. 1, Fig. 1) als „*Garantia garanti*“ abgebildetes Fundstück aus dem Ober-Bajocium von St. Vigor (Bayeux). Ein ähnliches Stück liegt aus der Tetragona-Subzone von Feuguerolles-sur-Orne vor. Auch aus dem *tetragona*-Horizont vom Ipf liegt ein Fund vor, der hinsichtlich seines Durchmessers und seiner Skulptureigenschaften zwischen *G. quenstedti* und bestimmten Varietäten von *G. ipfensis* n. sp. zu vermitteln scheint. Er wurde hier als *G. quenstedti* „var. *coronata*“ bezeichnet.

Ein einziges Fundstück einer *Garantiana*, das aus der Schicht **P3a** stammt (Taf. 17, Fig. 2), also der jüngsten Garantianen führenden Schicht im Ipfgebiet, kann morphologisch von *Garantiana longidoides* (Gauthier, Trévisan & Joron) (Taf. 17, Fig. 1) nicht unterschieden werden. Obwohl diese Schicht von Dietze (2000) aufgrund der ähnlichen Parkinsonienfauna noch zum *subarietis* β-Horizont gerechnet wurde, könnte hier im Falle der Gattung *Garantiana* doch schon eine wahrnehmbare Weiterentwicklung stattgefunden haben. Hinsichtlich der Parkinsonien wurde bereits festgestellt (Dietze 2000), daß die Art *Parkinsonia bradstockensis* Dietze in England aus einem geringfügig jüngeren Niveau stammt als Funde vom Ipf. Aus diesem jüngeren Niveau, dem *rarecostata*-Horizont, stammt auch die Chronospezies *Garantiana longidoides*. Möglicherweise ist deswegen die Schicht P3a bereits dem *rarecostata*-Horizont zuzurechnen. Andererseits kann nicht ausgeschlossen werden, daß es sich bei dem auf Taf. 17, Fig. 2 abgebildeten Fund um eine morphologische Frühform handelt, die die evolutive Weiterentwicklung der nächstjüngeren Chronospezies schon vorwegnimmt.

Garantiana alticosta Wetzel

Taf. 16, Fig. 5

v *1911 *Garantiana alticosta* n. sp. – Wetzel, S. 169, Taf. 12, Fig. 1–7.
v 1911 *Garantiana Pompeckji* n. sp. – Wetzel, S. 173, Taf. 13, Fig. 9–14.
v 1911 *Garantiana depressa* n. sp. – Wetzel, S. 177, Taf. 13, Fig. 5–6.
1911 *Garantiana* cf. *depressa* n. sp. – Wetzel, S. 178, Taf. 13, Fig. 7–8.
1954 *Garantiana (Garantiana) inflatocoronata* Wetzel 1937. – Wetzel, S. 564, Taf. 12, Fig. 4.
? 1954 *Garantiana bentzi* n. sp. – Wetzel, S. 567, Taf. 14, Fig. 1.
non 1980 *Garantiana (Hlawiceras) alticosta* Wetzel. – Galácz, S. 89, Taf. 20, Fig. 1 [= *G. longidoides*].
v 1985 *Garantiana (Hlawiceras) alticosta* Wetzel. – Schlegelmilch, S. 92, Taf. 32, Fig. 10.
non 1985 *Hlawiceras alticosta* (Wetzel). – Fernández López, Taf. 47, Fig. 3 [= *G. longidoides*].
non 1985 *Hlawiceras depressum* (Wetzel). – Fernández López, Taf. 47, Fig. 2 [= *G. longidoides*].
non 1985 *Hlawiceras inflatocoronatum* (Wetzel). – Fernández López, Taf. 47, Fig. 1 [= *G. longidoides*].
non 1997 *Garantiana (Hlawiceras) alticosta* Wetzel. – Rioult et al., Taf. 15, Fig. 5 [= *G. longidoides*].
v non 2000 *Garantiana alticosta* Wetzel. – Dietze, S. 8, Taf. 11, Fig. 1 [= *G. ipfensis* n. sp. var. *alticosta*].

Lectotypus: Original zu Wetzel 1911, Taf. 12, Fig. 6, hierin designiert und nochmals abgebildet auf Taf. 16, Fig. 5; aufbewahrt im IMGPGö, Nr. 578–12.

Locus typicus: Tongruben von Bethel bei Bielefeld.

Stratum typicum: „Untere Parkinsonien-Schichten" [Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, Horizont unbekannt].

Nachweise: Nordwestdeutschland.

Beschreibung. – Vgl. Wetzel 1911. Grobberippte, involute Art der Gattung *Garantiana* mit breitem, rundlichem bis hochovalem Windungsquerschnitt und prorsiradiater Berippung, die erst kurz vor der Mündung die Ventralseite vollständig quert. Die Sekundärrippen sind in einem frühen bis mittleren Skulpturstadium stark flexuos nach vorne gebogen, wobei ventral langgezogene Knötchen aufgesetzt sind. Der Rippenspaltpunkt ist in einem frühen bis mittleren Skulpturstadium knötchen-

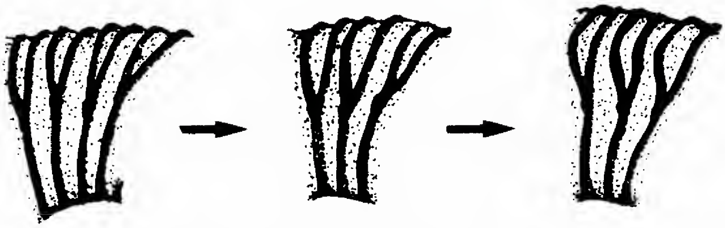


Abb. 7. Vergleich der Berippung eines mittleren Skulpturstadiums bei *Garantiana ipfensis* n. sp. (links) – *Garantiana longidoides* (GAUTHIER, TRÉVISAN & JORON) (Mitte) – *Garantiana alticosta* WETZEL (rechts), vermutlich einer phylogenetischen Entwicklung entsprechend (*alticosta*-Gruppe).

besetzt. Ein adultes Skulpturstadium mit breiten Rippen wie bei der älteren *G. ipfensis* n. sp. ist extrem verkürzt und nur noch unmittelbar vor der Mündung entwickelt oder fehlt sogar ganz. Beim Lectotypus handelt es sich um ein wohl aus einer Geode stammendes, unverdrücktes Schalenexemplar, dessen hinterer Wohnkammerabschnitt fehlt.

Maße:

	D	Nw	Wb	Wh	Zi/2	Za/2
Lectotypus	75	24	28	31	15	31

Vergleiche. – *Garantiana alticosta* WETZEL steht den Arten *G. ipfensis* n. sp. und *G. longidoides* GAUTHIER, TRÉVISAN & JORON am nächsten und besitzt auch eine vergleichbare Variabilität. Ein auffälliger Unterschied besteht in der Ausbildung des jeweils hinteren Astes einer Spaltrippe. Diese ist bei *G. alticosta* viel kräftiger geschwungen und besitzt in frühen Ontogeniestadien sogar einen etwas gewinkelten Verlauf (Abb. 7). Der vordere Ast der Sekundärrippen zeigt an seinem Beginn keine Ausbiegung nach vorne. *G. alticosta* weist gegenüber den beiden anderen Arten außerdem einen durchschnittlich deutlich breiteren Windungsquerschnitt auf.

Die Art *Garantiana alticosta* wurde von WETZEL (1911) auf der Grundlage von mindestens 9 Syntypen aufgestellt. Am Ipf konnten im *subarietis* β-Horizont mehrere Exemplare einer relativ involuten, mit hohen, schmalen Rippen und rundlich-hochovalem Windungsquerschnitt versehenen Art gefunden werden, die zunächst zu *G. alticosta* gestellt wurden (vgl. DIETZE 2000, Taf 11, Fig. 1). Sie werden jetzt dem neuen Taxon *G. ipfensis* zugeordnet (var. *alticosta*). Bemerkenswert an dieser den *subarietis* β-Horizont dominierenden Form ist, daß entgegen der lang anhaltenden evolutiven Tendenz bei den Garantianen zu einer immer weiter rückwärtigen Verlagerung der die Ventralseite überquerenden Berippung schließlich erneut eine Gruppe vorherrschend wird, die eine Verbindung der ventralen Rippenenden erst kurz vor der Mündung aufweist. Charakteristisch sind die auffallend großen, langgezogenen Knoten am ventralen Ende der Rippen. Allein mit dem Fundmaterial vom Ipf läßt sich die Frage nicht endgültig beantworten, ob sich die *quenstedti*-Gruppe des *tetragona*-Horizontes zur *alticosta*-Gruppe des *subarietis* β-Horizontes, beginnend mit *G. ipfensis* n. sp., weiterentwickelt hat oder ob die *alticosta*-Gruppe im wesentlichen neu eingewandert ist. Im Hinblick auf den der *alticosta*-Gruppe ähnlichen Berippungscharakter einiger *G. quenstedti*-Funde im *tetragona*-Horizont halten wir jedoch eine evolutive Weiterentwicklung zur *alticosta*-Gruppe für wahrscheinlicher.

Bemerkungen. – Die Morphospezies *G. depressa* WETZEL, 1911 stellt nach ihrem Berippungscharakter und Fundhorizont sicherlich eine *Garantiana* der *alticosta*-Gruppe mit relativ breitem Windungsquerschnitt dar. Der von WETZEL (1911, Taf. 13, Fig. 5–6) abgebildetete Syntypus aus Bielefeld stammt aus den „Unteren bis beginnenden Oberen Parkinsonienschichten". Aus dem *subarietis* β-Horizont am Ipf konnte ein gut damit übereinstimmendes Exemplar gefunden werden (DIETZE 2000, Taf. 11, Fig. 5 = *G. ipfensis* n. sp. var. *depressa*).

Aufgrund ihres auffallend breiten Windungsquerschnitts und den hohen Rippen gehört vermutlich auch die Art *G. bentzi* WETZEL (1954, Taf. 14, Fig. 1) zur *alticosta*-Gruppe, wie durch ein aus dem *subarietis* β-Horizont am Ipf stammendes Windungsbruchstück belegt wird (DIETZE 2000, Taf. 12, Fig. 2). Der äußerst fragmentarische Charakter des Holotypus läßt indes keine sichere Interpretation dieses Taxons zu, so daß wir es jetzt als nomen dubium betrachten.

G. pompeckji WETZEL, 1911 gehört aufgrund des Berippungsstils der von WETZEL (1911) abgebildeten Syntypen gleichfalls der *alticosta*-Gruppe an (DIETZE 2000, Taf. 11, Fig. 4), was auch durch die Angabe des Fundhorizontes durch WETZEL („mittlere Lagen der Unteren Parkinsonienschichten") bestätigt wird. Aufgrund fehlender signifikanter Merkmale betrachten wir dieses Taxon nunmehr ebenfalls als nomen dubium. Bei der von WETZEL (1937: 90, Taf. 10, Fig. 8) der Art *G. pompeckji* zugerechneten Varietät *rotunda* handelt es sich um eine undefinierbare Garantianen-Innenwindung, die gleichfalls als nomen dubium behandelt werden sollte.

Der Fundhorizont von *G. coronata* WETZEL (1911: 173, Taf. 12, Fig. 13–14) innerhalb der Unteren Parkinsonienschichten von Bielefeld ist nicht genau bekannt. Trotzdem stellte WETZEL (1911) diese auffällige Form zunächst zur *alticosta*-Gruppe, während er später (WETZEL 1954) der Auffassung war, daß die Art wohl aus tieferen Schichten stamme und eine Vorläuferform der Art *G. alticosta* darstellt. Dies kann mit den Funden vom Ipf (DIETZE 2000, Taf. 12, Fig.1 = G. *ipfensis* n. sp. var. *coronata*) und von Röttingen – beide Exemplare stammen aus dem *subarietis* β-Horizont, nicht sicher entschieden werden. Allerdings steht fest, daß derartige Formen zumindest bis einschließlich des *subarietis* β-Horizonts auftreten. Eventuell handelt es sich bei dieser gegenüber typischen Exemplaren von *G. alticosta* etwas schlankeren und evoluteren Form auch nur um eine Innenwindung der hier neu aufgestellten Art *G. ipfensis* n. sp. Für weniger spekulative Aussagen bedarf es jedoch zusätzlichen vollständigeren Materials aus dem *tetragona*- oder dem *subarietis* α-Horizont.

Beim Holotypus von *G. subangulata* WETZEL (1911, Taf. 12, Fig. 10–12) handelt es sich um ein pathologisches Stück, bei dem die ventrale Rippenunterbrechung seitlich verlagert ist, wodurch der Beknotungsstil der gegenüberliegenden Rippenenden unterschiedlich ist. Da auch das Fundniveau des Stückes von WETZEL nicht bekannt ist, sollte diese Art ebensowenig wie *G. cyclogaster* (Holotypus durch Monotypie, WETZEL 1911, Taf. 12, Fig. 1–2) aus den Unteren Parkinsonienschichten von Bielefeld) Verwendung finden. Auch der Holotypus dieser Art ist pathologisch verändert, was man bei ventraler Ansicht erkennen kann. Dabei kam es zu einer seitlichen Verlagerung des Ventralbandes mit der Folge einer Asymmetrie, die auch in einem auffallend rundlichen Windungsquerschnitt resultiert.

Ergänzend noch einige kurze Bemerkungen zu weiteren in der Literatur beschriebenen Garantianen-Taxa, die zwar aus dem hier behandelten stratigraphischen Abschnitt stammen könnten, die von uns aber insgesamt wegen unzureichenden Typenmaterials als nomina dubia angesehen werden. *G. asarjani* BESNOSOV (*in*: BESnosov & Kutuzova 1990: 28, Taf. 1, Fig. 7 bzw. Besnosov & Mitta 1998, Taf. 11, Fig. 2) soll aus der Niortense-Zone stammen, was nach der von Besnosov & Mitta (1998: 10) angeführten Begleitfauna auch zutreffen dürfte. Der Holotypus dieser Art erinnert jedoch eher an Innenwindungen der *G. garantiana/subgaranti*-Gruppe als an Orthogarantianen aus der Niortense-Zone. Wie schon oben ausgeführt, zeigen Garantianen auf den Innenwindungen in der Regel noch keine artspezifischen Merkmale, weshalb diese Art bis auf weiteres als nomen dubium behandelt werden sollte. Das gilt auch für die Syntypen von *G. bigotidoides* Wetzel, 1937, bei denen es sich um winzige Innenwindungen juveniler Stücke handelt. Ihr Fundhorizont soll nach Wetzel (1937) im „Grenzbereich zwischen den Unteren und den Oberen Parkinsonien-Schichten“ liegen. Die beiden Taxa *G. coronatodepressa* Wetzel, 1937 und *G. inflatocoronata* Wetzel, 1937 sind ebenfalls auf kleinste, unbestimmbare Innenwindungen begründet und deswegen als nomina dubia zu behandeln. Gleiches gilt für *G. krasnogorkaensis* Kakhadze & Zeshashvilli (1956: 46, Taf. 8, Fig. 3) und die ursprünglich zur Gattung *Reineckeia* gestellte *G. humilis* (Zatwornitzky 1914: 548, Taf. 2, Fig. 13–15).

6.3. Bemerkungen zu weiteren Garantianen und Pseudogarantianen aus Süddeutschland

Zu den beiden einzigen Funden von *Orthogarantiana baculata* (Taf. 1, Fig. 1) aus der Baculata-Subzone der Niortense-Zone (wahrscheinlich aus dem *cylindricum*-Horizont sensu Dietl 1988) sei auf die Ausführungen in Kapitel 5.1.1. verwiesen. Da die jüngeren Faunenhorizonte der Baculata-Subzone sowie die gesamte Dichotoma-Subzone am Ipf zu fehlen scheinen, kann diese Region zur phylogenetischen Entwicklung der Garantianen im entsprechenden stratigraphischen Abschnitt keinen Beitrag liefern.

Das Taxon *Garantiana dubia* (Quenstedt) wurde zuweilen als eine Art aus der Garantiana-Subzone angeführt. Wetzel (1937, 1954) stellte zu dieser Art zahlreiche Unterarten auf. *G. dubia* s. str. beruht auf der Art *„Ammonites Parkinsoni dubius“*, die Quenstedt (1846, Taf. 11, Fig. 9) aus dem „Thon des Braun. Jura δ auf der Gränze nach ε hin von Ehningen bei Reutlingen“ stammen soll. Nach Ohmert (1988) soll dieses Stück aus demselben Fundniveau wie der Typus von *Orthogarantiana baculata* stammen, also aus der oberen Niortense-Zone. Beim Holotypus handelt es sich um die nur wenige Zentimeter große Innenwindung einer *Garantiana* mit einer scharfen, leicht prorsiradiaten Berippung. Das Stück zeigt noch deutliche laterale Knötchen. Da sichere artdiagnostische Merkmale zur Abgrenzung gegenüber anderen Garantianenarten in diesem Stadium noch gar nicht erkannt werden können, betrachten wir das Taxon *G. dubia* als nomen dubium. Garantianen zeigen die arttypischen Merkmale in der Regel auf den Innenwindungen noch nicht, so daß juvenile Stücke oder Innenwindungen meistens unbestimmbar sind. Gleiches gilt auch für die Unterarten *Garantiana dubia ventroplana*, *G. dubia lineata*, *G. dubia speciosa* und *G. dubia rotunda*, die alle auf solche Innenwindungen begründet sind. Die Unterart *G. dubia koppei* Wetzel könnte ein jüngeres Synonym von *G. suevica* oder auch, aufgrund der Ausbildung der Externseite, von *G. trauthi* darstellen. Die Art beruht auf 4 Syntypen, von denen der einzige abgebildete (Wetzel 1954, Taf. 11, Fig. 6, Slg. BGR/NLfB Hannover, Nr. b 52) hier nun zum Lectotypus designiert wird.

Die Unterart *G. dubia buckmani* beruht auf einem von Buckman (1922, Taf. 358) abgebildeten Stück aus dem „Astarte-Bed" von Burton Bradstock. Lediglich anhand der Abbildung ist dieses Stück schwierig zu beurteilen, das Fundniveau spricht jedoch für eine Innenwindung aus der *alticosta*-Gruppe.

Der verschollene Holotypus von *Garantiana bifurcata* (Zieten) stammte aus Wasseralfingen, etwa 20 Kilometer vom Ipf entfernt. Die leicht nach vorne geneigten Rippen mit deutlichen ventralen Knötchen wie auch der gesamte Habitus des Stückes kann man als Indiz dafür werten, daß es sich um eine *Garantiana* aus der *suevica/garantiana/subgaranti*-Gruppe gehandelt hat, jedoch nur unter der Voraussetzung, daß Zietens Abbildung (1831, Taf. 7, Fig. 6) das Stück zutreffend wiedergibt. Dann spricht auch die Erhaltung (offensichtlich unpräparierter Steinkern aus einer Kalkmergelschicht) für das Fundalter Garantiana-Subzone. Aufgrund dieser Unsicherheiten fassen wir auch dieses Taxon als nomen dubium auf.

Außerhalb der Variationsbreite der *suevica/garantiana/subgaranti*-Gruppe liegt ein bereits oben erwähnter Fund von *Garantiana* aff. *platyrryma* (Buckman) (Taf. 1, Fig. 6). Ein noch vollständigeres, von K.-H. Spieth (Freiberg/Neckar) auf den Feldern am Ipf gefundenes Exemplar stammt seiner Erhaltung nach ebenfalls aus dem *suevica*-Horizont. Beide ausgewachsenen Stücke besitzen einen ähnlich geringen Durchmesser wie der Holotypus von *G. platyrryma* aus dem „Astarte-Bed" von Louse Hill bei Sherborne. Sie zeigen im Bereich der Wohnkammer ein relativ breites Ventralband und eine ausgesprochen rectiradiate Berippung. Auf einem mittleren Skulpturstadium sind auf den Rippenspaltpunkten kleine Knötchen ausgebildet. Dadurch erinnert der Habitus dieser Stücke noch sehr an *Orthogarantiana baculata* und wirkt sogar noch altertümlicher als derjenige des Holotypus von *G. platyrryma*, der wahrscheinlich aus der Dichotoma-Subzone oder eventuell sogar der Niortense-Zone stammt. Die beiden süddeutschen Exemplare unterscheiden sich von *G. platyrryma* durch eine merklich dichtere Berippung, besonders auf den Innenwindungen. *G. platyrryma* weist außerdem zumindest vor der Mündung eine prorsiradiate Berippung auf. Ob es sich bei diesen hier als *G.* aff. *platyrryma* bezeichneten Stücken um Zuwanderer aus anderen Regionen handelt, in denen solche altertümliche Formen länger überlebten oder um im Fundgebiet heimische Formen, läßt sich nicht entscheiden. Jedenfalls stehen die beiden Funde völlig isoliert innerhalb der übrigen makroconchen Garantianen des *suevica*-Horizonts.

Im Faunenspektrum des *wetzeli*-Horizontes dominieren diejenigen Morphotypen, die dem Holotypus der Indexart entsprechen gegenüber den Varietäten *tetragona* und *subgaranti*. Die meist relativ feine, dichte Berippung neben dem abgeflachten Windungsquerschnitt und vergleichsweise frühen Einsetzen der ventralen Rippenüberquerung sind charakteristisch für die Garantianen aus diesem Horizont.

Wie bereits oben ausgeführt wurde, stellt *Garantiana tetragona* im *tetragona*-Horizont das dominierende und deswegen als Indexart ausgewählte Faunenelement der Gattung *Garantiana* dar. Die ausgesprochen großwüchsigen Gehäuse zeigen schon früh auf dem Phragmokon den Beginn der vollständigen Überquerung des Venters durch die Rippen. Dies gilt gleichermaßen für den von Schlegelmilch (1985) designierten und hier zum Vergleich noch einmal abgebildeten (Taf. 10, Fig. 1), schalentragenden Lectotypus der Art (Wetzel 1911, Taf. 11, Fig. 8–9), der aus den „Unteren Parkinsonienschichten" von Bielefeld stammt. Zwar fehlt bei diesem infolge Verdrückung ein Stück des Phragmokons, allerdings ist zu Beginn der Wohnkammer die Rippenquerung so deutlich ausgeprägt, daß diese schon früh auf dem Phragmokon einsetzen muß. Einer von mindestens 32 Syntypen WETZELS (IMGPGö, Sammlungsnummer 578–139) zeigt ebenso wie einige Stücke vom Ipf deutlich, daß die Rippenquerung bei Steinkernerhaltung deutlich später beginnt als bei Schalenerhaltung. Am Ipf finden sich sowohl Exemplare mit dem typisch hochrechteckigen Windungsquerschnitt (Taf. 10, Fig. 2) als auch solche mit einem stärker gerundeten Windungsquerschnitt, die die Varietät *wetzeli* repräsentieren (Taf. 14, Fig. 1).

In der systematischen Sammlung des IGPT werden mehrere Wohnkammerbruchstücke großwüchsiger Exemplare von *Garantiana tetragona* aus Bielefeld aufbewahrt, die gleichfalls einen rundlichen Windungsquerschnitt aufweisen. Sie belegen, daß die Varietät *wetzeli* auch an der Typuslokalität von *Garantiana tetragona* vorkommt. Gelegentlich vertieft sich die Rückenfurche bei *G. tetragona* auch in dem Bereich, in dem die Rippenenden die Ventralseite bereits queren und bildet dann eine Kerbe aus. Zwei der Varietät *wetzeli* zugerechnete Stücke aus dem *tetragona*-Horizont zeigen eine deutlich spätere Rippenquerung der Ventralseite als alle übrigen zur Chronospezies *G. tetragona* gehörigen Fundstücke aus diesem Faunenhorizont.

Zur Phylogenie des mikroconchen Partners von *Garantiana*, der Gattung *Pseudogarantiana*, liefern die Schichten am Ipf aufgrund von deren Seltenheit und der meist schlechten, kaum abbildenswerten Erhaltung keine neuen Erkenntnisse. Wir haben uns bei der taxonomischen Zuordnung unserer Funde an die von BENTZ selbst nicht immer konsequent durchgehaltene Abgrenzung nach der Größe des Winkels orientiert, den die Rippen auf der Ventralseite bilden (vgl. BENTZ 1928, Taf. 19, Fig. 5 a-c). Zur Art *P. minima* haben wir nur Exemplare gestellt, bei denen zwischen den Rippenenden auf der Ventralseite ein deutlicher Winkel ausgeprägt ist, zur Art *P. dichotoma* hingegen Stücke, bei denen sich die Rippen gerade oder nur mit einem sehr stumpfen Winkel gegenüberstehen.

Von der Basis des *suevica*-Horizonts konnte lediglich eine typische *P. dichotoma* mit ihren deutlichen ventralen Knötchen, somit deren Varietät *nodosa* BENTZ, nachgewiesen werden. Zur Frage, ob diese BENTZsche Varietät eventuell korrekterweise als *P. subfurcata* bezeichnet werden müßte, sei auf die ausführlichen Bemerkungen von DIETL (1981) verwiesen. Zum Hangenden werden die Pseudogarantianen etwas häufiger. Funde von *P. dichotoma* und *P. minima* halten sich ungefähr die Waage.

Im darüberfolgenden *subgaranti*-Horizont dominiert *P. dichotoma*, während *P. minima* selten ist. Der *wetzeli*-Horizont lieferte nur sehr wenige Funde von *P. dichotoma* und *P.* cf. *minima*. Aus dem nächstjüngeren *tetragona*-Horizont konnten lediglich sehr wenige *P. minima* und ein einziges Belegstück einer *P. dichotoma* geborgen werden.

Im *subarietis* α-Horizont finden sich dann plötzlich etwas häufiger relativ kleinwüchsige Exemplare, die zu *P. minima* gestellt werden können. Durch Einzelfunde konnten hier auch deren Varianten *pusilla* (Taf. 13, Fig. 6) und *postrema* nachgewiesen werden. Im Gegensatz dazu werden Pseudogarantianen im darauffolgenden *subarietis* β-Horizont wieder deutlich seltener. Interessanterweise kam aber auch dort neben einer *P. minima* noch eine *P. dichotoma* zum Vorschein (Taf. 13, Fig. 5).

Bei den Pseudogarantianen ist ein deutlicher phylogenetischer Trend zu einer Verminderung des Gehäusedurchmessers zu verzeichnen, wie auch schon BENTZ (1928) feststellte. Bei *P. minima* var. *pusilla* handelt es sich schließlich um eine extreme Zwergform. Gleichzeitig scheint der Trend zu einer Vorwärtsneigung der Berippung (Morphospezies *P. minima*) allmählich die Oberhand zu gewinnen. Die

Pseudogarantianen der aufeinanderfolgenden Faunenhorizonte können aber anhand des vorliegenden Materials vom Ipf nicht klar voneinander abgegrenzt oder gar den jeweils unterschiedenen makroconchen Chronospezies zugeordnet werden.

7. Weitere Ammonitengruppen aus der Garantiana-Zone am Ipf

7.1. Strenoceraten

Obwohl nur ein Teil der Wohnkammer erhalten ist, schließt sich der einzige bestimmbare und horizontiert geborgene Fund eines Strenoceraten (Taf. 1, Fig. 2), der von der Basis des Bifurcaten-Ooliths stammt, in allen Merkmalen eng an *Strenoceras quenstedti spinosum* Dietl (1983, Taf. 2, Fig. 1) an. Diese Unterart ist nach ihrem Autor bisher nur in der Baculata-Subzone nachgewiesen. Dietl (1983, Taf. 1, Fig. 10) bildete einen unhorizontierten Altfund von *Strenoceras quenstedti quenstedti* aus dem „Subfurcaten-Oolith" (= Bifurcaten-Oolith) vom Ipf ab, der hinsichtlich seiner Erhaltung aus etwa demselben stratigraphischen Niveau stammen dürfte.

7.2. Spiroceraten

Von *Spiroceras annulatum* (Deshayes) konnten aus dem *suevica*-Horizont der Garantiana-Subzone lediglich zwei fragmentarisch erhaltene Exemplare geborgen werden. Beide zeigen eine regelmäßige Berippung und schwache ventrale Knötchen. Das abgebildete Exemplar (Taf. 1, Fig. 4) ist ein Wohnkammerfragment. Bei *S. annulatum* handelt es sich um eine für die Garantiana-Zone typische Spiroceraten-Art (Dietl 1978), die aber auch noch in die Parkinsoni-Zone hineinreicht (Ohmert 1999; Dietze 2000). Ein bereits von Quenstedt (1886/87) als *„Hamites enodus"* vom Ipf abgebildetes Stück war dagegen von Dietl (1978) als *S. orbignyi* bestimmt worden. Es handelt sich dabei nach unserer Ansicht ebenfalls um die Art *S. annulatum*, da die für *S. orbignyi* (Baugier & Sauzé) charakteristische doppelte Beknotung jeder Rippe fehlt.

7.3. Cadomiten

Von der Gattung *Cadomites* liegt nur ein Einzelfund aus der Schicht **B3** des Bifurcaten-Ooliths im Profil Bopfingen-Jahnstraße vor (Taf. 6, Fig. 4–5). Diese Ammonitengruppe gehört im Mitteljura Süddeutschlands lediglich zu den akzessorischen Faunenelementen. Interessanterweise finden sich identische Cadomiten (*C.* cf. *arkelli*) in Frankreich (La Jeandonnière/Vendée) in einer Fundschicht mit *G. subgaranti*, die im Vergleich zu den *subgaranti*-Funden vom Ipf jedoch relativ kleinwüchsig sind.

7.4. Perisphinctiden

Quenstedt (1857, Taf. 63, Fig. 17) bildete erstmals eine Innenwindung eines Prorsisphincten vom Ipf als „Bastardform von *planulatus* und *triplicatus*" ab, die aus der Tetragona-Subzone stammt. Wetzel (1924) beschrieb sowohl makroconche als auch mikroconche Persiphinctiden aus dem hier relevanten stratigraphischen Abschnitt, ohne allerdings eines dieser Stücke abzubilden. Wetzel (1937, Taf. 10, Fig. 14–16, Taf. 11, Fig. 1) bildete schließlich verschiedene mikroconche Perisphinctiden aus den „Perisphincten-Schichten“ (Tetragona-Subzone) von Bielefeld ab. Diese umfangreiche Darstellung Wetzels (1937) entspricht aber kaum mehr dem heutigen Kenntnisstand. Eine umfassende Bearbeitung der reichen Perisphinctiden-Fauna der Tetragona-Subzone vom Ipf würde freilich den Rahmen dieser Arbeit sprengen, da hierfür auch Perisphinctiden-Funde aus gleichaltrigen Schichten Norddeutschlands (Bielefeld), Frankreichs (Westalpen, Normandie) sowie aus Spanien (Iberische Kordilleren) mit in die Untersuchungen einbezogen werden müßten. Dies kann nur im Rahmen einer gesonderten Bearbeitung erfolgen, die allerdings von den Autoren des vorliegenden Beitrags gegenwärtig nicht beabsichtigt ist. Deshalb sollen hier wenigstens einige kurze Bemerkungen gemacht werden.

Bei den Perisphinctiden-Funden von der Unterseite des Parkinsonien-Ooliths (Schicht **P1ai**, *wetzeli*-Horizont) vom Ipf fällt auf, daß dort beinahe ausschließlich Makroconche vorkommen (Taf. 11, Fig. 2; Taf. 12). Im Gegensatz zu den aus derselben Schicht geborgenen Garantianen ist deren Matrix im Hangenden stets identisch mit derjenigen der seltenen mikroconchen Perisphinctiden. Sie zeichnen sich normalerweise durch eine auf der Ventralseite nicht unterbrochene, meist in einem Bogen nach vorn geneigte Berippung und deutliche Einschnürungen aus. Siemiradzki (1899, Taf. 22, Fig. 27) bildete aus den Eisenoolithen von Sully bei Bayeux ein mit den Funden vom Ipf sehr gut vergleichbares Stück als *Perisphinctes pseudomartinsi* ab. Der genaue Fundhorizont dieses Stückes und damit sein exaktes Fundalter lassen sich leider nicht mehr rekonstruieren. Auf diese Art wurde von Buckman (1921) dessen Gattung *Prorsisphinctes* begründet. Weitere ähnliche Exemplare wurden von Pavia (1973, Taf. 28, Fig. 9) aus der Tetragona-Subzone von Ravin de Feston (Südostfrankreich) sowie von Fernández López (1985, Taf. 57, Fig. 2 A-B) aus der Acris-Subzone der Iberischen Kordilleren als „*Bigotites tuberculatus* (Nicolesco)“ abgebildet. Die Gattung *Bigotites*, die von Nicolesco (1932) monographisch bearbeitet wurde, ist jedoch durch eine ventrale Rippenunterbrechung gekennzeichnet, die auf Steinkernen in der Regel als deutliche Furche ausgebildet ist. Diese Furche fehlt offensichtlich bei den genannten Stücken, weswegen es sich gleichfalls um Vertreter der Gattung *Prorsisphinctes* handeln dürfte. Wir weisen allerdings darauf hin, daß sich die Prorsisphincten vom Ipf ebenso wie solche aus den Perisphincten-Schichten von Bielefeld (Material in der Sammlung des GPIT) taxonomisch ohne weiteres auch in die Gattung *Leptosphinctes* eingliedern lassen. Obwohl Buckman (1909–1930) selbst und in jüngerer Zeit eine Reihe weiterer Autoren zahlreiche Prorsisphincten aus dem Ober-Bajocium abgebildet haben (Sturani 1964; Krystyn 1972; Sandoval 1983; Galácz 1980; Besnosov & Mitta 1993, 1998, 2000), unterscheiden sich die Funde vom Ipf signifikant von den dort abgebildeten Stücken. Wir bezeichnen die Funde vom Ipf vorläufig als *Prorsisphinctes* cf. *pseudomartinsi* (Siemiradzki). Der Holotypus von *Prorsisphinctes lenki* (Schmidtill & Krumbeck) aus der Parkinsoni-Zone unterscheidet sich durch eine dichtere Sekundärberippung, steht aber ansonsten den Funden vom Ipf noch recht nahe. Ähnlich sind auch einige der von Kakhadze & Zesashvili (1956, Taf. 6–7) zur Gattung *Kubanoceras* gestellten Stücke. Ohne eine Nachuntersuchung mit Originalmaterial lassen sich diese jedoch nur schwer mit denjenigen vom Ipf vergleichen.

Als Besonderheit wurde ein *Vermisphinctes meseres* geborgen. Nach seiner Erhaltung kann dieser leider unhorizontierte Fund nur aus der Schicht **P1aii** des Parkinsonien-Ooliths, also aus dem *tetragona*-Horizont, stammen. Der Holotypus dieser

Art (Buckman 1923, Taf. 446) aus dem Astarte Bed von Vetney Cross/Dorset dürfte geringfügig jünger sein.

In der Schicht **P1aii** finden sich neben selteneren makroconchen Prorsisphincten zahlreiche der wohl zugehörigen Mikroconche aus der *althoffi*-Gruppe (Taf. 11, Fig. 1 u. Taf. 13, Fig. 1–2; Wetzel 1937; Pavia 1973, Taf. 28, Fig. 10 u. Taf. 29, Fig. 3). Wetzel (1937: 99) wies darauf hin, daß die Externrippen dieser Art auf der Alterswohnkammer fast ungewinkelt zusammenlaufen, was bei den allermeisten Funden vom Ipf ebenfalls zutrifft. Bei nahezu allen mikroconchen Perisphinctidenfunden aus der Tetragona-Subzone vom Ipf ist die Rippenquerung der Ventralseite deutlich ausgebildet, was gegen deren Zugehörigkeit zur Gattung *Bigotites* spricht. Lediglich bei einigen wenigen Stücken ist dieses Merkmal nur schwach oder etwas unregelmäßig ausgeprägt, ähnlich wie bei den korrespondierenden Makroconchen. Teilweise beruht dies auf intraspezifischer Variabilität, teilweise auf leicht pathologischer Ausprägung mancher Stücke. Eine Unterscheidung von mikroconchen Prorsisphincten und mikroconchen Bigotiten allein auf der Grundlage einer ventralen Rippenunterbrechung ist deswegen schwer durchführbar. Wir können aus den genannten Gründen der Auffassung von Pavia (1973, 2000) nicht zustimmen, wonach die Art *althoffi* den mikroconchen Partner eines Vertreters der Gattung *Bigotites* darstellen soll. Bereits Nicolesco (1932) selbst hatte aber zur Verwirrung hinsichtlich der Abgrenzung der beiden Gattungen *Prorsisphinctes* und *Bigotites* beigetragen, da einige der von ihm als „*Bigotites*“ abgebildeten Stücke wohl eher zur Gattung *Prorsisphinctes* gehören (z. B. Nicolesco 1932, Taf. 1, Fig. 4).

In den von Dietze (2000) gegebenen Fossillisten war die Gattung *Vermisphinctes* zunächst in Anlehnung an Arkell (1958: 168) als Mikroconch betrachtet worden, doch handelt es sich bei *Vermisphinctes vermiforme* Buckman, der Typusart dieser Gattung, wohl um einen Makroconch. Aufgrund der prorsiradiaten Berippung und der lappenförmigen Ausbildung der Apophysen (vgl. Taf. 13, Fig. 1) rechnen wir die mikroconchen Perisphinctiden-Funde vom Ipf der Gattung *Cleistosphinctes* zu. Eine Zuordnung zu der auf den ersten Blick gleichfalls recht ähnlichen Gattung *Microbajocisphinctes* (vgl. Fernández López 1985) sollte jedoch unterbleiben, da die korrespondierenden Makroconche vom Ipf sicherlich nicht zu *Bajocisphinctes* gehören, dem makroconchen Partner von *Microbajocisphinctes*. Die Frage, ob die Gattung *Kubanoceras* Kakhadze & Zesashvili mit der Gattung *Cleistosphinctes* Buckman synonym ist, soll an dieser Stelle nicht diskutiert werden.

Die von Dietze & Schweigert (2000) als „*Vermisphinctes* cf. *nicolescoi*“ erwähnten Funde aus der Tetragona-Subzone von Röttingen sind nach den jetzigen Erkenntnissen ebenfalls zur *althoffi*-Gruppe zu stellen, obwohl sich Innenwindungen der Funde aus dem Ipfgebiet und die von de Grossouvre (1917, Taf. 14, Fig. 5–6) aus Frankreich abgebildeten Stücke kaum unterscheiden lassen. Allerdings dürfte das Taxon *nicolescoi* eher zur Gattung *Microbajocisphinctes* gehören, auf deren bemerkenswerte Homöomorphie mit der Gattung *Cleistosphinctes* schon oben hingewiesen wurde. So fand Dietl (1974) in NW-Spanien in der Dichotoma-Subzone zusammen mit *Bajocisphinctes* auch „*Bigotites*“ *nicolescoi*. Fernández López (1985) rechnete umgekehrt die Wetzelsche Art *althoffi* zur Gattung *Microbajocisphinctes*. Bei diesen fälschlicherweise als *Microbacocisphinctes* „*althoffi*“ bestimmten spanischen Funden handelt es sich indes tatsächlich um echte Microbajocisphincten.

7.5. Parkinsonien

Als Besonderheit konnte aus dem *wetzeli*-Horizont eine makroconche *Parkinsonia* sp. geborgen werden. Dieses Stück ist wesentlich involuter als die Perisphinctiden-Funde vom Ipf aus diesem Fundniveau und zeigt deutlich eine ventral unterbrochene Berippung. Eine zunächst vermutete Zuordnung zur Gattung *Bigotites* erwies sich aufgrund der fehlenden zurückhängenden Umbilikalloben, wie sie für *Bigotites* typisch sind, und anderer Merkmale als nicht zutreffend.

Aus dem *tetragona*-Horizont von Röttingen sowie vom Ipf liegen insgesamt drei Ammonitenfunde mit perisphinctoider Skulptur vor, die sich signifikant von den übrigen Mikroconchen dieses Horizonts unterscheiden. Ihr Windungsquerschnitt ist auf dem Phragmokon wesentlich flacher und rechteckiger als der rundliche Windungsquerschnitt von Cleistosphincten der *althoffi*-Gruppe. Am Rippenspaltpunkt sind außerdem deutliche Knötchen ausgebildet, und die etwas schärfere Berippung ist auf der Ventralseite unterbrochen. Vergleichbare Stücke wurden von WETZEL (1937, Taf. 10, Fig. 14) aus den „Perisphincten-Schichten" (Tetragona-Subzone) von Bielefeld („*Bigotites martiusi* BTZ. n. var.") sowie von PAVIA (1973, Taf. 28, Fig. 4) aus der Trauthi-Subzone von Chaudon beschrieben („*Bigotites*? *hennigi* BENTZ"). Nach der Sutur handelt es sich bei den Stücken vom Ipf und von Röttingen jedoch sicher nicht um Bigotiten oder andere Perisphinctiden, sondern um Parkinsonien. Diese bemerkenswerten Funde von frühen Parkinsonien aus der Garantiana-Zone werden in einer gesonderten Publikation vorgestellt.

7.6. Strigoceraten

Strigoceraten gehören am Ipf zu den Raritäten, obwohl schon QUENSTEDT (1886) von diesem Fundgebiet im Vergleich zum restlichen Schwäbischen Jura auffallend viele zur Gattung *Strigoceras* gehörende Stücke beschrieben hat. Strigoceraten liegen uns bisher von der Oberseite der Schicht **B2**, aus der Schicht **B3** sowie aus der Schicht **P1aii** vor. Bei allen uns bekannt gewordenen Stücken handelt es sich um Makroconche; die zugehörigen Mikroconche der Gattung *Cadomoceras* konnten bislang im Ipfgebiet nicht nachgewiesen werden. Die Gattung *Strigoceras* ist gegenüber anderen Ammonitengattungen im betrachteten Zeitabschnitt vergleichsweise konservativ, eignet sich aber aufgrund ihrer tethysweiten Verbreitung gut für überregionale Korrelationen. Da zur phylogenetischen Entwicklung der Gattung *Strigoceras* eine monographische Bearbeitung vorbereitet wird, erübrigen sich an dieser Stelle nähere Ausführungen.

Abgesehen vom unhorizontierten Einzelfund eines Oxyceriten (SMNS, Slg. SCHWARZ) konnten im hier untersuchten stratigraphischen Abschnitt des Ipfgebiets neben den oben genannten bisher keine weiteren Ammonitengruppen nachgewiesen werden. Somit ist die Diversität der Ammoniten, ähnlich wie in der übrigen Schwäbisch-Fränkischen Alb und in Nordwestdeutschland, im Vergleich mit sonstigen europäischen Fundgebieten (Frankreich, England, Spanien) als deutlich geringer einzustufen.

8. Korrelation mit anderen Regionen

8.1. Benachbarte Schwäbische und Fränkische Alb

Wie schon oben (Kapitel 5.1.2.) ausgeführt wurde, ist mit hoher Wahrscheinlichkeit davon auszugehen, daß der untere Abschnitt der Schicht **B1** des Bifurcaten-Ooliths den von der Mittleren Alb beschriebenen *cylindricum*-Horizont (DIETL 1988) enthält, daneben gelegentlich eventuell auch noch Ammoniten aus der Polygyralis-Subzone.

Jüngere Faunenhorizonte der Baculata-Subzone können am Ipf nicht belegt werden, ebenso fehlt ein Nachweis für die Dichotoma-Subzone. Eine entsprechende Schichtlücke ist auch im nahegelegenen Röttingen vorhanden (vgl. Kap. 3.4. und DIETZE & SCHWEIGERT 2000). Ob in Sengenthal (Fränkische Alb) in den dortigen Schichten 5 und 6 (CALLOMON et al. 1987) angesichts der dortigen großen Häufigkeit von *Pseudogarantiana dichotoma* tatsächlich die Dichotoma-Subzone enthalten ist, müssen erst genauere Untersuchungen der makroconchen Garantianen aus dem fraglichen Schichtabschnitt erweisen, was den Rahmen der vorliegenden Arbeit sprengen würde. Die Angaben von KÄSTLE (1990) sowie Funde zahlreicher Privatsammler deuten aber darauf hin, daß in Sengenthal zumindest die Garantiana-Subzone mit Ammonitenfunden belegt werden kann. Durch zahlreiche Funde um *Garantiana garantiana, G. subgaranti und G. wetzeli* beim Neubau einer ICE-Strecke bei Kinding (Südliche Fränkische Alb) in einer Schicht direkt unterhalb des dortigen Parkinsonien-Ooliths kann inzwischen die jüngere Garantiana-Subzone und der basale Bereich der Tetragona-Subzone sicher belegt werden. Allerdings handelt es sich beim Fundhorizont dieser Ammoniten augenscheinlich um ein stark aufgearbeitetes Schichtpaket, da sich in diesem neben extrem häufigen Pseudogarantianen (*P. dichotoma* und *P. minima*) und zahlreichen bisher unpräparierten Garantianen auch bereits Parkinsonien der *subarietis*-Gruppe finden.

Im Vorland der östlichen Schwäbischen Alb können bei Röttingen (vgl. Kap. 3.4 und DIETZE & SCHWEIGERT 2000) der *suevica*-, *wetzeli*- und der *tetragona*-Faunenhorizont der Garantiana-Zone belegt werden. Im unteren, gelbbraun gefärbten Abschnitt des Parkinsonien-Ooliths vom nahegelegenen Lauchheim-Westhausen kann der *tetragona*-Horizont durch Funde von *Garantiana tetragona* und *Cleistosphinctes* ex gr. *althoffi* (Slg. V. DIETZE) belegt werden. Ob die in vorliegender Arbeit vorgestellten Faunenhorizonte im Raum Aalen voneinander zu trennen sind oder dort in noch stärker kondensierter Form vorliegen, läßt sich mangels gut horizontierter Aufsammlungen gegenwärtig nicht entscheiden.

Eine Korrelation der Faunenhorizonte der Garantiana-Zone am Ipf mit Fundpunkten der Schwäbischen Alb außerhalb des Bopfingen-Aalener Raumes ist im Hinblick auf die Seltenheit von Ammonitenfunden und deswegen mangelnder Literaturdaten bisher nur sehr eingeschränkt möglich. In der Sammlung W. DANGELMAIER (Nenningen) befindet sich beispielsweise eine typische *G. subgaranti* der Garantiana-Subzone, die aus einer grauen, oolithfreien Kalkbank stammt, die etwa 10 m über dem Subfurcaten-Oolith bei der Franzosenschlucht (Mittlere Schwäbische Alb) anstand. BUCK et al. (1966) beschrieben ein Profil der Garantiana-Zone von Glems bei Metzingen mit *Pseudogarantiana*, *Subgarantiana* und *Garantiana*, aber ohne *Strenoceras*. OHMERT (1988) berichtete von einer angeblich mehrere Meter mächtigen Dichotoma-Subzone im Gebiet von Reutlingen, was unserer Ansicht nach fraglich ist. Der Fund von *G. tetragona* unterhalb des Parkinsonien-Ooliths belegt an der Achalm bei Reutlingen die Tetragona-Subzone sicher. K.-H. Spieth (Freiberg a. N.) konnte im Gebiet der Westalb bei Gosheim *G. suevica* und *G. subgaranti* als Beleg für die dortige Garantiana-Subzone aufsammeln (vgl. Fischer 1924). Erst in der Gegend von Geisingen/Donau, wo ebenso wie im Ipfgebiet eine eisenoolithische Fazies vorliegt, sind in Privatsammlungen und in der Sammlung des SMNS reiche Aufsammlungen vorhanden. Es handelt sich meistens um unhorizontiertes Material, das aus Bauaushub stammt oder von Feldern aufgesammelt wurde. Das Material läßt aber immerhin den Schluß zu, daß im dortigen Parkinsonien-Oolith neben dem *subarietis* β-Horizont der Parkinsoni-Zone auch der *wetzeli*- und der *tetragona*-Faunenhorizont der Garantiana-Zone vorhanden sind und somit eine bemerkenswerte faunistische und auch lithofazielle Übereinstimmung mit dem Ipfgebiet vorliegt.

8.2. Nordwestdeutschland

Die Parallelisierung der Abfolge am Ipf mit den klassischen Schichten in den ehemaligen Tongruben von Bethel bei Bielefeld (Nordwestdeutschland) ist trotz der zahlreichen veröffentlichten Daten schwierig. Dies betrifft besonders den Abschnitt der Garantiana-Subzone.

Wetzel (1911: 145) definierte die Basis seiner „Unteren Parkinsonien-Schichten“ mit dem Aussterben der Gattung *Strenoceras* sowie dem Aussterben der älteren Garantianen. Die Existenz der später von Bentz (1928) bekannt gemachten „Perisphincten-Schichten“ und wohl zumindest der obere Abschnitt der „Pseudogarantianen-Schichten“ blieb ihm entweder noch verborgen oder er gliederte diese Schichten mit in seine „Unteren Parkinsonien-Schichten“ ein. Letztere Interpretation ist wahrscheinlicher, da Wetzel (1911) ausführte, daß die Gattung *Parkinsonia* auch andernorts nur einen Teilabschnitt der „Unteren Parkinsonien-Schichten“ charakterisieren soll. Mit dem Übergang von *Strenoceras* zu *Pseudogarantiana* wird von zahlreichen Autoren nun die Grenze zwischen der Niortense- und der Garantiana-Zone gezogen. Zwischenzeitlich sind aus der Normandie und aus Westfrankreich in der Dichotoma-Subzone auch Vorkommen von Strenoceraten zusammen mit *Pseudogarantiana* bekannt geworden. Es ist davon auszugehen, daß, wenn man den einzelnen Garantianenarten überall dieselbe stratigraphische Reichweite unterstellt, ein Großteil der von Wetzel (1911) abgebildeten Garantianen tatsächlich aus dem basalen Bereich der Parkinsoni-Zone stammen, ein Teil jedoch auch aus heute in die Garantiana-Zone zu stellenden Schichtabschnitten.

Westermann (1967, Tab. 1) schlug in Anlehnung an Kumm (1952) eine Untergliederung der Garantiana-Zone in die Subzonen der *Pseudogarantiana dichotoma*, der *Garantiana garantiana* und der *Garantiana tetragona* vor. Er verweist dabei auf die von Bentz (1928) eingeführte und von Wetzel (1954) im Bereich der „Unteren Pseudogarantienschichten“ modifizierte Gliederung der entsprechenden Schichtabschnitte in Bethel bei Bielefeld.

Obwohl Westermann (1967) lediglich auf die Vorläufigkeit seiner Gliederung und auf gewisse Bedenken hinsichtlich der Verwendung der Tetragona-Subzone hinwies, stellte er doch nochmals klar, daß damit gemäß Kumm (1952) die „Bigotiten-Schichten“ von Wetzel (1954) bzw. die Perisphincten-Schichten von Bentz (1928) gemeint seien. Auf dieser Grundlage ist eine Korrelation der Schichten am Ipf mittels der dort ebenfalls verbreiteten Perisphinctiden ohne weiteres möglich. Ebenso wie in Bethel bei Bielefeld wird nämlich der Beginn der Tetragona-Subzone am

Ipf an der Unterseite des Parkinsonien-Ooliths auch durch das Event-artige Einsetzen zahlreicher perisphinctider Ammoniten (vgl. Kapitel 5.2.3) gekennzeichnet. Die Leitart *G. tetragona* soll in Bethel im Schichtabschnitt der Tetragona-Subzone nur selten vorgekommen sein. Die am Ipf und in Bethel scheinbar unterschiedliche Garantianenfauna dieser Subzone dürfte in erster Linie auf unterschiedliche Artverständnisse zwischen uns und BENTZ bzw. WETZEL zurückzuführen sein, und nicht auf eine tatsächlich unterschiedliche Garantianenfauna. Zudem basieren sowohl die Arbeiten von WETZEL als auch diejenigen von BENTZ oftmals auf unhorizontiert gesammeltem Material, was ebenso wie die schwierig festzustellenden Lagerungsverhältnisse bei Bielefeld zu Ungenauigkeiten führen mußte.

Unsicherer wird die Korrelation der Garantiana-Subzone am Ipf mit den entsprechenden Schichtabschnitten von Bethel bei Bielefeld. Betrachtet man nur die von BENTZ (1928) gelieferten Daten, dann ist der stratigraphische Umfang der zur Garantiana-Subzone am Ipf gerechneten Gesteinsfolge sicherlich im unteren Teil größer als derjenige der „Oberen Pseudogarantianen-Schichten“ (= Garantiana-Zone sensu WESTERMANN 1967). BENTZ (1928) definierte die Untergrenze seiner „Oberen Pseudogarantianen-Schichten“ durch das Erlöschen der Gattung *Pseudogarantiana* und die Obergrenze durch das Erstauftreten von Perisphinctiden, was einer Mächtigkeit von nur 2,3 m entspricht. Aus diesem Schichtabschnitt lagen BENTZ (1928) nur zwei Ammonitenfunde vor, eine *Garantiana tetragona* aus der „Schicht 22“ und die Wohnkammer einer *Garantiana garantiana*. Letztere ordnete BENTZ (1928: 128) jedoch in seiner Übersicht der „Schicht 21“ zu, also bereits seinen Perisphincten-Schichten (= Tetragona-Subzone). Mindestens für den Bereich bis zur „Fossilgeode A“, deren Fundniveau BENTZ zwar in den „Unteren Pseudogarantianen-Schichten“ vermutete, deren genaues stratigraphisches Fundniveau ihm jedoch nicht bekannt war (1928: 146, Fußnote 1), ist eine Korrelation mit der Garantiana-Subzone vom Ipf wahrscheinlich. Die aus dieser Geode abgebildeten Ammoniten (BENTZ 1928: Taf. 16, Fig. 2, Taf. 18, Fig. 2) lassen sich noch relativ gut mit den aus dem *suevica*-Horizont vom Ipf stammenden Stücken vergleichen (vgl. Kapitel 5.2.2), doch spricht das Vorkommen von *Garantiana trauthi*, von der ja typische Vertreter am Ipf bislang nicht aufgefunden wurden, für ein etwas älteres, jedoch wahrscheinlich noch in die Garantiana-Subzone zu stellendes Fundniveau der „Fossilgeode A“. Eventuell ist diese jedoch tatsächlich schon in die Dichotoma-Subzone zu stellen. Dies Frage könnte jedoch nur mit Hilfe neuer, horizontierter Aufsammlungen in Bethel und einer Neudefinition der Dichotoma-Subzone geklärt werden.

Weitere Unsicherheit hinsichtlich der Korrelation der Garantiana-Subzone am Ipf mit den Bielefelder Aufschlüssen entsteht, wenn man die auf den Untersuchungen von ALTHOFF (1914, 1928, 1938) aufbauenden Ergebnisse von WETZEL (1954) berücksichtigt. Diese waren auch die Grundlage der biostratigraphischen Gliederung WESTERMANNS (1967). WETZEL (1954) vermeldete nämlich Funde von Strenoceraten aus den „Unteren Pseudogarantianen-Schichten“ (sensu BENTZ 1928). Er zog deshalb die Hangendgrenze seiner „Oberen *Strenoceras*-Schichten“ unterhalb seiner 4,4 m mächtigen „Pseudogarantianen-Schichten“, die wiederum den nur 2,3 m mächtigen „Oberen Pseudogarantianen-Schichten“ von BENTZ (1928) entsprechen sollen. WESTERMANN (1967: 51) machte nun die Verwirrung komplett, indem er die „Unteren Pseudogarantianen-Schichten“ von BENTZ (1928) als identisch mit den „Oberen Strenoceras-Schichten“ von WETZEL (1954) betrachtete, obwohl letzterer in diese auch einen Teil der „Subfurcatus-Schichten“ im Sinne von BENTZ (1928) mit einbezogen hatte, die sich im Liegenden von dessen „Unteren Pseudogarantianen-Schichten“ befinden. Die von WETZEL (1954) abgebildeten Funde aus seinen „Pseudogarantianen-Schichten“ entsprechen jedenfalls solchen aus der Garantiana-Subzone am Ipf.

Die Garantianen-Assoziation aus der Parkinsoni-Zone von Bielefeld, die sich um die Morphospezies *G. alticosta* schart, zeigt weder mit grobrippigen Garantianen aus Süddeutschland noch mit solchen aus England oder Frankreich eine völlige Übereinstimmung. Der Vergleich dieser Formen mit den englischen und französischen deutet unseres Erachtens darauf hin, daß in Bielefeld ein noch etwas jüngerer Garantianen führender Faunenhorizont vorliegt, der andernorts bislang noch nicht nachgewiesen werden konnte (s. S. 32).

Als Fazit dieser Betrachtungen kann festgestellt werden, daß bislang weder die Untergrenze der Garantiana-Subzone WESTERMANNS noch die Ober- oder Untergrenze der Dichotoma-Subzone von WESTERMANN klar definiert worden sind. Letzterer (1967: 125) dehnte die Zone der *Pseudogarantiana dichotoma* sogar auf die gesamten Pseudogarantianen-Schichten sensu BENTZ (1924, 1928) aus, was im Widerspruch zu seinen übrigen Ausführungen steht. Eine genaue biostratigraphische Gliederung der klassischen Schichtfolge von Bethel bei Bielefeld und somit auch eine genauere Korrelation dieser Schichten mit denen aus anderen Fundgebieten ist allein aufgrund der publizierten Daten oder den in zahlreichen Institutssammlungen vorhandenen Altfunden nicht mehr möglich. Es bedürfte hier eigentlich neuer exakter Profilaufnahmen und horizontierter Aufsammlungen, um diese Aufgabe lösen zu können. Aufgrund fehlender Aufschlüsse – die Tongruben wurden bereits vor Jahrzehnten stillgelegt – ist dies derzeit nicht mehr möglich.

8.3. England und Frankreich

Aus den Rubbly Beds von Südengland (Sandford Lane Quarry bei Sherborne) meldete PARSONS (1980) eine Ammoniten-Fauna der Garantiana-Zone mit reichen Ammoniten-Funden der Tetragona-Subzone sowie eine „*subgaranti* fauna“. Nähere Angaben dazu wurden leider nicht publiziert. Die Notizen von CHANDLER et al. (1999) über eine teilweise wohl gleichaltrige Ammonitenfauna, die anläßlich einer Großbaustelle in Sherborne aufgesammelt wurde, bedürfen noch einer genaueren Ausarbeitung. Die Schichtverhältnisse in Sherborne versprechen aber für die Zukunft am ehesten die Möglichkeit einer Korrelation englischer Profile in der Garantiana- und Tetragona-Subzone auf Ammoniten-Faunenhorizont-Niveau mit denjenigen am Ipf. Die Gegend um Sherborne ist auch deshalb für die Stratigraphie der Garantiana-Zone von größtem Interesse, da BUCKMAN (1893) auf verschiedene Aufschlüsse der unmittelbaren Umgebung dieser Stadt erstmals eine *Garantianae*-hemera begründete. Diese Gegend ist somit aus historischer Sicht mindestens seit ARKELL (1963:144) als Typus-Gebiet der Garantiana-Zone angesehen worden.

Eigene Funde von einem der Autoren (V. DIETZE) sowie Aufsammlungen von R. B. CHANDLER belegen, daß in vereinzelten Linsen im basalen Bereich des Astarte Bed von Burton Bradstock (Südengland), wie auch schon von PAVIA & MARTIRE (1997) angemerkt wurde, tatsächlich nicht nur Ammonitenfaunen aus der Acris-Subzone enthalten sind (= Bj-26b nach CALLOMON & COPE 1995; vgl. auch SENIOR et al. 1970). Auch sonst sind im Astarte Bed von Süd-Dorset (PARSONS 1975; BOMFORD 1948) wahrscheinlich hin und wieder Faunenelemente aus der Garantiana-Zone enthalten, wenn auch wohl teilweise kondensiert oder aufgearbeitet. Eine feinstratigraphische Analyse, mit der eine Korrelation auf Faunenhorizont-Niveau vorgenommen werden kann, ist derzeit in Vorbereitung (CHANDLER et al.). Aus den englischen North Cotswolds liegen zwar Angaben über den Nachweis der Garantiana-Subzone vor, leider aber ebenfalls ohne feinstratigraphische Einzelheiten (PARSONS 1976).

PAVIA (1994) gelang es bei einer größeren Grabungsaktion im klassischen Typusgebiet des Bajociums bei Bayeux (Normandie) nicht, die Garantiana-Zone weiter in Faunenhorizonte zu untergliedern. Demgegenüber erwiesen sich die stratigraphischen Verhältnisse im nahegelegenen Feuguerolles-sur-Orne (Normandie) auf Subzonen-Niveau als nahezu identisch mit den Befunden vom Ipf. Auch dort wird die Garantiana-Subzone von der *G. garantiana*-*G. suevica*-Gruppe dominiert, während in der darüberfolgenden Tetragona-Subzone die Gruppe um *G. tetragona* sowie *Vermisphinctes meseres* typische Faunenelemente sind (GAUTHIER et al. 1996).

Insgesamt stimmen die Befunde vom Ipfgebiet hervorragend mit den von RIOULT et al. (1997) bekanntgegebenen biostratigraphischen Daten von verschiedenen französischen Fundpunkten der Garantiana-Zone überein. Die Subgaranti-Subzone (PAVIA & STURANI 1968) bzw. Trauthi-Subzone sensu PAVIA (1973) korrespondiert mit der Garantiana-Subzone vom Ipf. Neben *Garantiana subgaranti*, *G. garantiana* und *G. suevica* führten RIOULT et al. (1997) sogar noch *G. platyrryma* und *Pseudogarantiana* sp. an, so daß eine nahezu vollständige Identität mit den Garantianen-Faunen vom Ipf vorliegt, zumal wenn man noch berücksichtigt, daß die beiden Taxa *G. trauthi* und *G. subgaranti* von französischen Autoren oft als synonym angesehen werden. Auch die Fundangaben aus der Tetragona-Subzone durch RIOULT et al. (1997) decken sich im wesentlichen mit den Funden vom Ipf. Neben *G. tetragona*, *G. quenstedti* und Pseudogarantianen erscheinen in Frankreich „Bigotiten". Die stratigraphischen Verhältnisse der mittleren und der oberen Subzone der Garantiana-Zone sowohl in Nordfrankreich (GAUTHIER et al. 1996) als auch in Westfrankreich (GABILLY et al. 1971) und Südostfrankreich (PAVIA & STURANI 1968; PAVIA 1973) stimmen somit hervorragend mit denen auf der östlichen Schwäbischen Alb überein, lediglich die dort verwendete biostratigraphische Terminologie ist unterschiedlich.

8.4. Spanien

Die Korrelation mit Nordost-Spanien erscheint auf Subzonen-Niveau verhältnismäßig einfach (vgl. FERNÁNDEZ LÓPEZ 1982). Ebenso wie in der dortigen Trauthi-Subzone erscheinen am Ipf in der damit äquivalenten Garantiana-Subzone die Arten *Garantiana suevica*, *G. subgaranti* und *G. garantiana*. Die Tetragona-Subzone zeichnet sich sowohl am Ipf wie auch in Nordost-Spanien durch die relative Häufigkeit der Indexart *G. tetragona* aus. An beiden Fundorten reichen altertümlich anmutende Formen, die in den spanischen Aufschlüssen bei Tarragona als *G.* gr. *trauthi* bzw. *G.* cf. *subgaranti* bestimmt worden sind, noch in die Tetragona-Subzone hinein.

In den westlichen Keltiberischen Ketten konnte DIETL (1974) die dortige Garantiana-Zone nicht weiter untergliedern. Ein Teil der von ihm abgebildeten Funde (*G. subgaranti*, *G. trauthi robusta*) legt scheinbar nahe, daß zeitliche Äquivalente der Garantiana-Subzone vom Ipf nachzuweisen sind, doch handelt es sich wohl dort um ein etwas älteres Niveau aus der Dichotoma-Subzone. Die abgebildeten Belegstücke fallen nämlich eher in die Variabilität von *G. platyrryma* (Buckman). Fernández López (1985) publizierte weitere umfangreiche Neuaufsammlungen aus demselben Gebiet. Sein „Biohorizonte *Densicostatus*“ wird unter anderem durch das Auftreten von *G. trauthi* gekennzeichnet. Dieses stratigraphische Niveau ist am Ipf allerdings nicht nachweisbar. Der nächstjüngere „Biohorizonte *Robustus*“ wird dann bereits durch das Erscheinen von *G.* ex gr. *tetragona* und *G. coronata* gekennzeichnet. Der letztgenannte Faunenhorizont korreliert somit wohl im wesentlichen mit Schichten der Tetragona-Subzone im Ipfgebiet.

Sandoval (1983) gliederte in den betischen Kordilleren Südspaniens eine Annulatum-Zone aus (Indexart: *Spiroceras annulatum*), die einen etwas größeren zeitlichen Umfang als die Garantiana-Zone besitzen dürfte, indem wohl noch etwas ältere Schichtabschnitte darin enthalten sind.

8.5. Polen, Ungarn und Außereuropa

Aus den polnischen Karpathen berichteten Wierzbowski et al. (1999) über Funde von *G. tetragona*, mit denen die Tetragona-Subzone belegt werden kann. Die beiden abgebildeten Stücke besitzen zwar durchaus einen *tetragona*-artigen Habitus, scheinen aber besser mit grobrippigeren Varietäten von *Garantiana wetzeli* vergleichbar (vgl. Taf. 9, Fig. 2), was für die Einstufung in die basale Tetragona-Subzone spricht. Eine Feingliederung der polnischen Profile ist aufgrund der starken Kondensation jedoch nicht möglich.

In Ungarn sind Funde von Garantianen aus dem Bakony-Gebirge nachgewiesen (Galácz 1980). Bei diesen handelt es sich um Formen der *longidoides*-Gruppe, wodurch die jüngere Acris-Subzone der Parkinsoni-Zone belegt werden kann.

In Transkaukasien wurde die Garantiana-Subzone durch das Vorkommen von *G. subgaranti* nachgewiesen (Rostovtsev 1985). Die Publikationen von Besnosov & Mitta (1993, 1998, 2000) über den Nord-Kaukasus und Turkmenistan bedürfen noch feinstratigraphischer Ergänzungen, um eine genauere Korrelation mit den im Ipfgebiet ermitteltenVerhältnissen vornehmen zu können.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß sich die biostratigraphischen Verhältnisse der Garantiana-Subzone (= Trauthi- bzw. Subgaranti-Subzone) und der Tetragona-Subzone der am Nordrand der Tethys gelegenen Fundgebiete auffallend gleichen. Dies weist auf zusammenhängende Schelfmeerverbindungen und einen regen Faunenaustausch zu dieser Zeit hin. Weshalb in Süd- und Nordwestdeutschland in der Garantiana-Zone und in der Acris-Subzone, abgesehen von dem plötzlichen Intermezzo mit Perisphinctiden in der Tetragona-Subzone, Ammoniten der Gattungen *Garantiana* und/oder *Parkinsonia* bei weitem dominieren, kann momentan noch nicht befriedigend erklärt werden. In anderen, näher zur Tethys gelegenen Fundgebieten ist erwartungsgemäß eine wesentlich höhere Diversität an Ammonitengattungen zu verzeichnen.

9. Bemerkungen zur stratigraphischen Stellung der Acris-Subzone

Die Acris-Subzone wurde bisher in Großbritannien meistens der Garantiana-Zone zugeschlagen, wogegen diese auf dem Kontinent, von wenigen Ausnahmen abgesehen, als Basis der Parkinsoni-Zone aufgefaßt wurde. Das Für und Wider dieser unterschiedlichen Sichtweisen ist seit längerer Zeit Anlaß für Diskussionen, wobei der englischen Auffassung eine gewisse historische Priorität eingeräumt wurde, während die andere Auffassung aus praktischen Erwägungen hinsichtlich der Korrelierbarkeit der Basis der Parkinsoni-Zone vorteilhaft schien. Das Event-artige Erscheinen weitständig berippter, evoluter Parkinsonien der *subarietis-/rarecostata*-Gruppe an der Basis der Acris-Subzone ermöglicht in der Tat das leichte Wiedererkennen in weiten Teilen Europas.

Die frühere englische Auffassung einer historischen Priorität beruht darauf, daß BUCKMAN (1893) erstmals eine „*Garantiana* hemera" einführte, aus der viel später eine Garantiana-Zone abgeleitet wurde. In Dorset entspricht nach der Ammonitenfauna des dortigen Astarte Beds die „*Garantiana* hemera" nach derzeitiger Kenntnis praktisch vollständig der Acris-Subzone. Ältere Abschnitte der Garantiana-Zone sind im Astarte Bed von Dorset entweder gar nicht überliefert, oder die Ammoniten dieses Zeitabschnitts liegen bestenfalls in aufgearbeiteter Form vor. Die Typusregion von BUCKMANS „*Garantiana* hemera" ist jedoch nicht die Region von Dorset, sondern die Umgebung von Sherborne, wobei Grundlage für BUCKMANS „*Garantiana* hemera" nicht nur das Astarte Bed, sondern auch der Sherborne Building-Stone und das Marl-Bed in verschiedenen Aufschlüssen um Sherborne war. Dort, wo das Astarte Bed um Sherborne auftritt, weichen die stratigraphischen Verhältnisse wiederum von denen an der Dorset-Küste ab, wobei lokal durchaus auch noch ältere Einheiten der Garantiana-Zone nachweisbar sind. BUCKMAN beschrieb von dort beispielsweise die Art *Garantiana platyrryma*, die, wie wir heute wissen, für die Dichotoma-Subzone charakteristisch ist. Allerdings enthält die „*Garantiana* hemera" in der Typus-Region in einzelnen Aufschlüssen durchaus auch Ammoniten, die wir heute als typisch für die Acris-Subzone ansehen, wie *Parkinsonia rarecostata*. Zur Zeit BUCKMANS waren nähere Details über diesen geringmächtigen Abschnitt noch gar nicht bekannt, so daß der „*Garantiana* hemera" als biostratigraphischem Terminus auch nur ein provisorischer Charakter zukommt und dieser für eine nachträgliche Gleichsetzung mit der heutigen Garantiana-Zone nicht in Frage kommt. Sogar die Indexart *Garantiana garantiana* selbst wurde von BUCKMAN mit Sicherheit falsch interpretiert und auf Formen der jüngeren Acris-Subzone bezogen (BUCKMAN 1922, Taf. 358). Die vorliegende Arbeit liefert erstmals eine feinstratigraphische Gliederung des Grenzbereichs Garantiana-/Parkinsoni-Zone und damit eine Grundvoraussetzung für die Beurteilung der Eignung verschiedener Faunenhorizonte für Korrelationszwecke. Wir plädieren nachdrücklich dafür, die Basis der Parkinsoni-Zone mit dem von DIETZE (2000) eingeführten und charakterisierten *subarietis* α-Faunenhorizont der Acris-Subzone zu ziehen. Hier kommen nämlich neben den häufigen Parkinsonien auch leicht identifizierbare Vertreter der Gattung *Garantiana* neben Perisphinctiden vor und erleichtern so eine überregionale Korrelation.

Eine ausführliche Diskussion zur Grenzproblematik zwischen der Garantiana- und der Parkinsoni-Zone, die eine Entscheidung der zuständigen Arbeitsgruppe herbeiführen soll, ist von J. H. CALLOMON (London) und G. DIETL (Stuttgart) geplant.

10. Conclusions

The Garantiana and Parkinsoni Zones of the Upper Bajocian in the Ipf area of SW Germany are represented by two lithostratigraphic units, the Bifurcaten-Oolith

Member in the lower part and the Parkinsonien-Oolith Member in the upper part. Both members contain rich ammonite faunas. Ammonites coming from these beds have been known since the times of QUENSTEDT, but their exact stratigraphic position within the sections in this area was mostly unknown. Although the beds in the region of the Tetragona/Acris Subzones are also condensed in the Ipf area, their ammonite faunas are not reworked. Based on very careful bed by bed collections we have been able to distinguish 6 faunal horizons around the boundary between the Garantiana and Parkinsoni Zones, as described by DIETZE (2000) and now herein.

In most of these ammonite faunal horizons, groups other than the Garantianinae and *Parkinsonia* are in a minority. Hence, in characterizing the biochronology of the succession we focussed on the phylogeny of the genus *Garantiana* as reflected in the succession of its faunal horizons. The morphological overlap between some of its successive chronospecies is a measure of the fine temporal resolution of the record that has been achieved. The general habit of a discrete specimen may be expressed by several morphospecific variant names added to the chronospecific taxon name. The types of these variants theirselves may come from a neighbouring faunal horizon. However, the full range of characters of a variant coming from outside of its type horizon is distinct from the variation of the chronospecies that yields the type of the variant.

The strata of the Bifurcaten-Oolith Member of the Upper Bajocian lying below the Garantiana Subzone have yielded only very few ammonites. These are mostly indicative of the Baculata Subzone (one of them possibly of the Polygyralis Subzone) of the Niortense Zone, whereas the overlying Dichotoma Subzone of the Garantiana Zone is not recorded, here probably because of a stratigraphical gap in the rocks. In the middle and higher parts of the Garantiana Zone, the faunal horizons of *Garantiana suevica* and *G. subgaranti* of the Garantiana Subzone, and of *G. wetzeli* and *G. tetragona* of the Tetragona Subzone can be distinguished. In the Tetragona Subzone, the clade of the genus *Garantiana* appears to split into two branches, one of which becomes dominant in the succeeding Acris Subzone whereas the other one seems to fade out in the early part of this subzone.

In the Acris Subzone of the Parkinsoni Zone two successive faunal horizons can be distinguished, those of *Parkinsonia subarietis* α and of *P. subarietis* β respectively. The zonal boundary between the Garantiana and the Parkinsoni Zones is drawn here at the base of the *subarietis* α faunal horizon of the Acris Subzone. Lithostratigraphically, the zonal boundary lies in the lower part of the Parkinsonien-Oolith Member, between the component parts of bed **P1** (see Fig. 3). The *subarietis* α faunal horizon has high correlation potential, because it is characterized by the first widespread abundance of the genus *Parkinsonia*. However, rare specimens apparently belonging to *Parkinsonia* occur already in the preceding Tetragona Subzone. They will be described and discussed in a separate publication.

The specimens of *Garantiana* of the *subarietis* β faunal horizon are morphologically very close to *Garantiana alticosta* WETZEL and allied variants described from beds of the same age in NW Germany. They differ, however, in subtle details of the style of ribbing, in having much less flexuose secondaries, an adult stage with longer persisting broad ribs, and a taller cross-section. The chronospecies of *Garantiana* in the *subarietis* β faunal horizon is described as *Garantiana ipfensis* n. sp. The significant morphological differences between *G. ipfensis* n. sp. and *G. alticosta* are unlikely to be caused by provincialism, because the other *Garantiana* chronospecies, from

Tab. 1. Nomenklatorischer Status im Text diskutierter Taxa der Gattung *Garantiana*.
Nomenclatorial status of taxa of *Garantiana* discussed in the text.

Taxon of *Garantiana*	**Type horizon**	**Taxonomical status**
G.alticosta Wetzel	Acris Sz.; horizon unknown	LT designated herein, re-figured pl. 16, fig. 5
G. depressa Wetzel	Acris Sz.; horizon unknown	variant of *G. alticosta*
G. coronata Wetzel	Tetragona or Acris Sz.	? variant of *G. alticosta*
G. longidoides (Gauthier, Trévisan & Joron)	Acris Sz., *rarecostata* horizon	HT: Buckman 1925, pl. 582
G. ipfensis n. sp.	Acris Sz., *subarietis* β horizon	HT, pl. 15, fig. 1
G. quenstedti Wetzel	Tetragona Sz., *tetragona* horizon	LT designated herein, re-figured pl. 14, fig. 4
G. tetragona Wetzel	Tetragona Sz., probably *tetragona* horizon	LT re-figured pl. 10, fig. 1
G. wetzeli Trauth	Tetragona Sz., *wetzeli* horizon	HT: Quenstedt 1886, pl. 72, fig. 1, re-figured pl. 7, fig. 2
G. garantiana (d'Orbigny)	Garantiana Sz., horizon unknown	LT: designated Arkell 1956; re-figured herein pl. 4, fig. 1
G.subgaranti Wetzel	Garantiana Sz., horizon unknown, most probably *subgaranti* horizon	LT designated herein, pl. 6, fig. 3
G. suevica Wetzel	Garantiana Sz., *suevica* horizon	LT: designated Schlegelmilch 1985, refigured herein pl. 1, fig. 3
G. dubia koppei Wetzel	probably Garantiana Subzone, horizon unknown	LT: Wetzel 1954, pl. 11, fig. 6, designated herein
G. wetzeli intermedia Wetzel	probably Dichotoma Sz., horizon unknown	HT: Bentz 1928, pl.17, fig.4
G. trauthi Bentz	probably boundary Dichotoma/ Garantiana Sz., horizon unknown	HT: Bentz 1928, pl.18, fig.2
G. trauthi robusta Wetzel	? Garantiana/Dichotoma Sz., horizon unknown	3 Syntypes: Wetzel 1954
G. platyrryma (Buckman)	probably Dichotoma Sz., horizon unknown	HT: Buckman 1921, pl.240
Orthogarantiana haugi Pavia	Polygyralis Sz., horizon unknown	HT: Pavia 1973, pl. 18, fig. 1
O. longidens (Quenstedt)	?Niortense Zone, Polygyralis Sz.	LT (designated Rollier 1911): Quenstedt 1846, pl. 11, fig. 10; specimen lost.
O. praecursor (Mayer)	?Niortense Zone, Polygyralis Sz.	LT (designated Wetzel 1911): Quenstedt 1846, pl. 11, fig. 10; obj. synonym of *G. longidens* (Qu.); lost.

Garantiana bentzi Wetzel	?Acris or Tetragona Sz., horizon unknown	nomen dubium
G. bifurcata (Zieten)	probably Garantiana Sz., horizon unknown	nomen dubium
G. bigotidoides Wetzel	unknown	nomen dubium
G. coronatodepressa Wetzel	unknown	nomen dubium
G. cyclogaster Wetzel	probably Acris Sz., horizon unknown	nomen dubium, pathologic
G. dubia (Quenstedt)	? Baculata Sz., horizon unknown	nomen dubium
G. dubia lineata Wetzel	unknown	nomen dubium
G. dubia rotunda Wetzel	unknown	nomen dubium
G. dubia speciosa Wetzel	unknown	nomen dubium
G. dubia ventroplana Wetzel	unknown	nomen dubium
G. dubia buckmani Wetzel	?Acris Sz., probably *rarecostata* horizon	nomen dubium
G. inflatocoronata Wetzel	?Acris Sz., unknown horizon	nomen dubium
G. krasnogorkaensis Kakhadze & Zeshashvilli	unknown	nomen dubium
G. orbignyana Wetzel	unknown	nomen dubium
G. pompeckji Wetzel	Acris Sz., horizon unknown	nomen dubium
G. subangulata Wetzel	probably Acris Sz., horizon unknown	nomen dubium, pathologic
?*Orthogarantiana humilis* (Zatwornitzky)	unknown	nomen dubium

older levels of NW Germany, are indistinguishable from those of SW Germany. Also the co-occuring parkinsoniids and perisphinctids are identical in NW and SW Germany. The differences in morphology probably reflect a slight difference in ages. A single specimen of *Garantiana longidoides* from the Ipf area comes from the youngest bed still attributed to the *subarietis* β faunal horizon by Dietze (2000) because the co-occurring *Parkinsonia* fauna looks almost identical to that of the underlying bed. It is, however, possible that bed 3a of the Parkinsonien-Oolith Member in the Ipf area contains already the faunal horizon of *Parkinsonia rarecostata* (= Bj-26b of Callomon & Cope 1995, in Dorset). This suggests that *Garantiana longidoides* may represent a chronospecies younger than *G. ipfensis* n. sp., which is typical of the *subarietis* β faunal horizon. The characters of *Garantiana longidoides* are intermediate between those of *Garantiana ipfensis* n. sp. and *G. alticosta* Wetzel. For this reason we assume that *Garantiana alticosta* is still younger than *G. longidoides*. One of us (H. G., see Gauthier et al. 1996, 2000) favours the separation of a distinct genus (or subgenus) for the group of *Garantiana alticosta* – *G. longidoides* and will publish a special paper on this question. With the exception of the levels containing these very late Garantianas, the same succession of faunal horizons as in

SW Germany can be seen in many other areas in Europe, albeit mostly either in sections that are more or less condensed, sometimes even reworked and rather incomplete, or in sections that are not favourable for a bed by bed collecting.

The nominal taxa of *Garantiana* discussed in the German part of text are listed in table 1, together with some comments on their type horizons and their present taxonomical status.

11. Literatur

ALTHOFF, W. (1914): Die geologischen Aufschlüsse Bielefelds. – Ber. naturwiss. Ver. Bielefeld, **3**: 195–225, 1 Abb.; Bielefeld.

– (1928): Zur Kenntnis der Stratigraphie der Garantienschichten in Bethel bei Bielefeld. – Ber. naturwiss. Ver. Bielefeld, **5**: 21–32; Bielefeld.

– (1938): Neue Untersuchungen in den Subfurkatenschichten von Bielefeld nebst Bemerkungen über *Trigonia (Clavotr.) clavellulata*. – Abh. Landesmus. Prov. Westfalen, Mus. Naturkde., **9/5**: 21–39, 3 Taf.; Bielefeld.

ARKELL, W. J. (1933): The Jurassic System in Great Britain. XII+681 S., 41 Taf., 97 Abb.; Oxford (Clarendon Press).

– (1958): A Monograph of English Bathonian ammonites, **7**(1957): 163–208, 9 Taf.; London.

– (1956): Jurassic Geology of the World. XV+757 S., 46 Taf., 102 Abb., 26 Tab.; Edinburgh & London (Oliver & Boyd).

– (1963), *in*: DONOVAN, D. T. & HEMINGWAY, J. E. (Hrsg.): Lexique stratigraphique international, I. Europe, Fasc. 3a, Angleterre, Pays de Galles, Écosse, 3aX, Jurassique. 394 S.; Paris (Congrès géologique international – Commission de stratigraphie, Centre national de la recherche scientifique).

BENTZ, A. (1924): Über Dogger und Tektonik der Bopfinger Gegend. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **13**: 1–45, 2 Abb., 1 Kt.; Stuttgart. – [1924a]

– (1924): Die Garantienschichten von Norddeutschland mit besonderer Berücksichtigung des Brauneisen-Oolithhorizontes von Harzburg. – Jb. Preuß. geol. Landesanstalt, **45**: 119–193, 6 Taf.; Berlin. – [1924b]

– (1926): Bopfingen – Ipf – Sigart – Kahlhöfe – Lauchheimer Tunnel. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., **1926**: 20–25; Stuttgart.

– (1928): Über Strenoceraten und Garantianen insbesondere aus dem mittleren Dogger von Bielefeld. – Jb. Preuß. geol. Landesanstalt, **49**: 138–206, 6 Taf.; Berlin.

BESNOSOV, N. V. & KUTUZOVA, V. V. (1990): Systematics of Middle Jurassic heteromorphic ammonites. – Palaeont. Zhournal, **1990/4**: 23–30; Moskva. – [Russisch]

BESNOSOV, N. V. & MITTA, V. V. (1993): Late Bajocian and Bathonian ammonitids of the Northern Caucasus and Middle Asia. 348 S., 59 Taf., 4 Abb.; Moskva (VNIGNI). – [Russisch]

– & – (1998): Catalogue of Ammonitida and key sections of the Upper Bajocian – Lower Bathonian of North Caucasus. – Bulletin of CF VNIGNI, **1**: 1–70, 30 Taf., 6 Abb.; Moskva. – [Russisch]

– & – (2000): Jurassic geology and ammonites of Great Balkhan (Western Turkmenistan). – Bulletin of CF VNIGNI, **5**: 1–115, 30 Taf., 11 Abb., 1 Tab.; Moskva. – [Russisch]

BOMFORD, G. (1948): New sections in the Inferior Oolite. – Proc. Geol. Assoc., **59**: 148–150; London.

BUCK, E., HAHN, W. & SCHÄDEL, K. (1966): Zur Stratigraphie des Bajocium und Bathonium (Dogger δ/ε) der Schwäbischen Alb. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **8**: 23–46, 6 Taf., 2 Abb.; Freiburg i. Br.

BUCKMAN, S. S. (1893): The Bajocian of the Sherborne district: its relation to subjacent and superjacent strata. – Quart. J. Geol. Soc. London, **49**: 479–522; London.

– (1909–1930): Yorkshire Type Ammonites and Type Ammonites, Vol. 1–7, 790 Taf.; London (Wheldon & Wesley/Wesley).

CALLOMON, J. H. (1995): Time from fossils: S. S. BUCKMAN and Jurassic high-resolution geochronology. – *In*: LE BAS, M. J. (Ed.): Milestones in geology. – Geol. Soc., Mem., **16**: 127–150; London.

CALLOMON, J. H. & COPE, J. C. W. (1995): The Jurassic Geology of Dorset. – *In*: TAYLOR, P. D. (Hrsg.): Field Geology of the British Jurassic. 286 S., 176 Abb.; Bath.

CALLOMON, J. H, DIETL, G., GALÁCZ, A., GRADL, H., NIEDERHÖFER, H.-J. & ZEISS, A. (1987): Zur Stratigraphie des Mittel- und unteren Oberjuras in Sengenthal bei Neumarkt/Opf. (Fränkische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **132**: 1–53, 5 Taf., 11 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

CHANDLER, R. B, GLOVER, L. & SMITH, D. (1999): A Temporary Section in the Inferior Oolite (Middle Jurassic) at Coldharbour Business Park, Dodge Cross, Sherborne. – Proc. Dorset nat. Hist. Archaeol. Soc., **120** (1998): 69–72, 2 Abb.; Dorset.

DIETL, G. (1974): Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des Dogger, insbesondere des Ober-Bajocium der westlichen Keltiberischen Ketten (Spanien). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **14**: 1–21, 3 Taf., 7 Abb.; Stuttgart.

– (1978): Die heteromorphen Ammoniten des Dogger (Stratigraphie, Taxonomie, Phylogenie, Ökologie). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **33**: 1–97, 11 Taf., 20 Abb.; Stuttgart.

– (1981): Zur systematischen Stellung von *Ammonites subfurcatus* ZIETEN und deren Bedeutung für die *subfurcatum*-Zone (Bajocium, Mittl. Jura). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **81**: 1–11, 1 Taf.; Stuttgart.

– (1982): Das wirkliche Fundniveau von *Ammonites aspidoides* OPPEL (Ammonoidea, Mittl. Jura) am locus typicus. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **87**: 1–21, 3 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

– (1983): Die Ammoniten-Gattung *Strenoceras* aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mittlerer Jura). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **90**: 1–37, 4 Taf., 5 Abb.; Stuttgart.

– (1988): Der Hamiten-Ton (Ober-Bajocium, Mittl. Jura) in Bauaufschlüssen der neuen Bundesautobahn A 8, Streckenabschnitt Aichelberg-Gruibingen. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **143**: 59–77, 4 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

– (1990): Remark to the subzonal subdivision of the Parkinsoni-Zone. – *In*: CRESTA, S. & PAVIA, G. (Hrsg.): Proceedings of the Meeting on Bajocian Stratigraphy. – Mem. Carta Geol. Italia, **40**: 115–116; Roma.

DIETL, G., BEMMERER, F. & NETH, G. (1979): Zur Stratigraphie des Subfurcaten-Ooliths (Ober-Bajocium, Dogger) der Mittleren Schwäbischen Alb, Baden-Württemberg. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **134**, 85–95, 4 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. & RIEBER, H. (1980): Der Braune Jura der Westalb zwischen Balingen und Geisingen (Exkursion F1 am 10. April und Exkursion F2 am 11. April 1980). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **62**: 57–69, 5 Abb.; Stuttgart.

DIETZE, V. (2000): Feinstratigraphie und Ammonitenfauna der Acris-Subzone (Parkinsoni-Zone, Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **295**: 1–43, 13 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

DIETZE, V. & SCHWEIGERT, G. (2000): Zur Stratigraphie und Ammonitenführung des Ober-Bajociums und Bathoniums, insbesondere der Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, von Röttingen (östliche Schwäbische Alb, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **284**: 1–15, 2 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

DONOVAN, D. T., CALLOMON, J. H. & HOWARTH, M. K. (1981): Classification of Jurassic Ammonitina. – *In*: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R. (Hrsg.): The Ammonoidea. – Systematic Association, spec. Vol., **18**: 101–155, 5 Abb.; London & New York (Academic Press).

DOUVILLÉ, R. (1915): Études sur les Cosmocératidés. – Mém. Carte géol. France, 75 S., 24 Taf., 34 Abb.; Paris.

ENGEL, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl., 645 S., 6 Taf., 265 Abb., 1 Kt., 5 Beil.; Stuttgart (Schweizerbart).

FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. (1982): La Biozona Garantiana (Bajociense, Jurasico Medio) en la region de Tivenys-Sierra de Cardó (Tarragona). – Estudios geol., **38**, 75–93, 8 Abb.; Madrid.

– (1985): El Bajociense en la Cordillera Ibérica. 848+23 S., 67 Taf., 116 Abb.; Madrid (Facultad de Ciencias Geologicas, Depart. de Paleontología, Universidad Complutense).

FISCHER, H. (1924): Zur Stratigraphie des Doggers bei Gosheim (Rottweil-Spaichinger Gegend). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., **1924**: 97–109; Stuttgart.

FISCHER, J.-C. (1994): Révision critique de la Paléontologie française d'ALCIDE D'ORBIGNY. **1.**

Céphalopodes jurassiques. XII+340 S., 90 Taf., 43 Abb.; Paris, Milan & Barcelona (Masson).

Gabilly, J., Contini, D., Mouterde, R. & Rioult, M. (1971): Bajocien. – *In*: Mouterde, B. (coord.): Les zones du Jurassique en France. – C. R. somm. Soc. géol France, **8**, 76–102; Paris.

Galácz, A. (1980): Bajocian and Bathonian ammonites of Gyenespuszta, Bakony Mts., Hungary. – Geol. Hung., ser. Palaeont., **39**: 1–227, 36 Taf., 110 Abb., 3 Tab.; Budapest.

Gauthier, H. & Rioult, M. (1999): Comparaison des spécimens-types des espèces *densicosta* Quenstedt et *tetragona* Wetzel (Ammonoidea, Stephanoceratidae, Garantianinae). – Géol. France, **1999/4**: 59–65, 1 Taf.; Paris.

Gauthier, H., Rioult, M. & Trevisan, M. (1995): Enregistrement biostratigraphique exceptionnel dans „l'Oolithe ferrugineuse de Bayeux“ au Sud de Caen (Normandie, France): complément au stratotype du Bajocien. – C. R. Acad. Sci. franç., sér. IIa, **321**: 317–321; Paris.

–, – & – (1996): Répartition biostratigraphique des ammonites dans l' Oolithe ferrugineuse de Bayeux (Bajocien) à Feugerolles-sur-Orne (Calvados). Eléments nouveaux pour une révision des Garantianinae. – Géol. France, **1996/2**: 27–67, 14 Taf., 10 Abb.; Paris.

Gauthier, H., Trévisan, M. & Joron, J.-L. (2000): L'espèce *Odontolkites longidens* (Quenstedt) *in* Buckman (= *longidoides* n. sp.) et le genre *Odontolkites* Buckman (Garantianinae, Stephanoceratidae, Stephanocerataceae, Ammonoidea). – Géol. France, **2000/2**: 17–29, 3 Taf.; Paris.

Groiss, J. T., Haunschild, H. & Zeiss, A. (2000): Das Ries und sein Vorland. – Samml. geol. Führer, **92**: XII+271 S., 58 Abb., 6 Tab., 4 Beil.; Stuttgart & Berlin (Borntraeger).

Kakhadze, J. R.. & Zesashvili, V. I. (1956): Bajocian fauna from the valleys of the Kuban and some of its affluents. – Trudy Geol. Inst. Akad. Nauk Georg. S. S. R., Ser. Geol., **9/14,2)**: 5–55, 8 Taf.; Tbilisi. – [Russisch]

Kästle, B. (1990): Fauna und Fazies der kondensierten Sedimente des Dogger und Malm (Bajocium bis Oxfordium) im südlichen Frankenjura. – Münchner geowiss. Abh., A, **18**: 1–134, 14 Taf., 65 Abb., 6 Tab.; München.

Krimmel, O. (1886): Über den Braunen Jura Epsilon. – Inaug.-Diss. Univ. Tübingen. 42 S.; Tübingen (Fues).

Kumm, A. (1952): Das Mesozoikum in Niedersachsen: Der Dogger. – Geologie und Lagerstätten Niedersachsens, **2**: 329–509, 96 Abb.; Bremen (Dorn).

Mayer, C. (1864): Descriptions de coquilles fossils des terrains jurassiques. – J. Conchyol., **12**: 368–378; Paris.

Metz, M. (1992): Die Faunenhorizonte der „Subfurcaten-Schichten“ (Bajocium, Niortense-Zone) in Nordwestdeutschland. – Osnabrücker naturwiss. Mitt., **16**: 25–65, 4 Taf., 5 Abb.; Osnabrück.

Münzing, K. (1960): Stratigraphische und landschaftsgeschichtliche Beobachtungen in der Gegend um Bopfingen (Württemberg). – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **117**: 175–215, 1 Kt.; Stuttgart.

Nicolesco, C.-P. (1932): Étude monographique du genre *Bigotites*. – Mém. Soc. Geol. France, N.S., **17**: 1–52, 8 Taf., 8 Abb.; Paris.

Ohmert, W. (1988): Geologische Karte 1:25000 von Baden-Württemberg, Erläuterungen zu Bl. 7521 Reutlingen. 222 S., 8 Taf., 53 Abb., 7 Tab., 6 Beil.; Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

– (1999): Die Bajocium-Profile von Riedböhringen (Wutach-Gebiet, SW-Deutschland). – Jh. Landesamt Geol., Rohstoffe Bergbau Baden-Württemberg, **38**: 55–69, 6 Abb.; Freiburg i. Br.

Orbigny, A. d' (1842–1851): Paléontologie Française. Description zoologique et géologique de tous les Animaux mollusques et rayonnés fossiles de France, comprenant leur application à la reconnaissance des couches. Terrains oolithiques ou jurassiques, 1, Céphalopodes.624 S., 234 Taf.; Paris (Masson).

Parsons, C. F. (1975): The stratigraphy of the Stony Head Cutting. – Proc. Dorset nat. Hist. archaeol. Soc., **96** (1974): 8–13, 2 Abb.; Dorset.

– (1976) Ammonite evidence for dating some Inferior Oolite sections in the north Cotswolds. – Proc. Geol. Ass., **87**: 45–63, 2 Taf., 2 Abb., 2 Tab.; London.

– (1980): Aalenian and Bajocian correlation chart. – *In*: Cope, J. C. W. (Hrsg.): A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part Two: Middle and Upper Jurassic. – Geol. Soc., spec. Rep., **15**: 3–21, 5 Abb.; London.

PAVIA, G. (1972): Ammoniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, Dip. Basses-Alpes). – Boll. Soc. Paleont. Italiana, **10** (1971): 75–142, 29 Taf., 8 Abb.; Modena.

– (1994): Taphonomic remarks on d'Orbigny's type-Bajocian (Bayeux, west France). – *In*: CRESTA, S. & PAVIA, G. (Hrsg.): Proc. 3rd Int. Meet. Aal. Bajoc. Strat. – Misc. Serv. Geol. naz. Ital., **5**: 93–111, 3 Taf., 6 Abb.; Roma.

– (2000): Biostratigraphic framework and problems of the *P. parkinsoni* Zone, latest Bajocian. – *In*: GALÁCZ, A. (Hrsg.): Bathonian-Bajocian working groups meeting Budapest 2000; S. 31–32. – [2000a, Mskr.]

– (2000): Dimorphism in the late Bajocian *Bigotites*, Ammonitina. – *In*: GALÁCZ, A. (Hrsg.): Bathonian-Bajocian working groups meeting Budapest 2000; S. 33–34. – [2000b, Mskr.]

PAVIA, G. & MARTIRE, L. (1997): The importance of taphonomic studies on biochronology: examples from the european Middle Jurassic. – Cuad. Geol. Ibérica, **23**: 153–181, 1 Taf., 5 Abb.; Madrid.

PAVIA, G. & STURANI, C. (1968): Étude biostratigraphique du Bajocien des Chaines Subalpines aux environs de Digne (Basses-Alpes). – Boll. Soc. geol. Italia, **87**: 305–316, 3 Abb.; Modena.

QUENSTEDT, F. A. (1845–1849): Petrefaktenkunde Deutschlands. **1/1**. Cephalopoden. IV+580 S., 35 Taf.; Tübingen (Fues).

– (1856–1857): Der Jura. VI+842 S., 100 Taf., 42 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1882–1885): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **1**. Der Schwarze Jura. 1–440, Taf. 1–54; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1886–1887): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **2**. Der Braune Jura. 441–815, Taf. 55–90; Stuttgart (Schweizerbart).

RIEPPEL, O. (1983): Kladismus oder die Lehre vom Stammbaum. 190 S., 20 Abb.; Basel & Stuttgart (Birkhäuser).

RIOULT, M., CONTINI, D., ELMI, S. & GABILLY, J. (1997): Bajocien. – *In*: CARIOU, É. & HANTZPERGUE, P. (Hrsg.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. – Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém., **17**: 51–54, 2 Taf., 1 Tab.; Pau.

ROSTOVTSEV, K. O. (1985): Ammonoidea. – *In*: ROSTOVTSEV, K. O., PROSOROVSKAJA, E. L., VUKS, W. & BELENKOVA, W. S. (Hrsg.): The Jurassic deposits of the south part of the Transcaucasus. – Trudy MSK, NAUKA Leningrad, **15**: 117–168; Leningrad. – [Russisch]

SANDOVAL, J. (1983): Biostratigrafía y Paleontología (Stephanocerataceae y Perisphinctaceae) del Bajocense y Bathonense en las Cordilleras Beticas. – Tesis Doct. Univ. Granada. 613 S., 72 Taf., 156 Abb.; Granada.

SCHLEGELMILCH, R. (1985): Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. V+284 S., 59 Taf., 15 Abb.; Stuttgart & New York (Fischer).

SCHMIDTILL, E. & KRUMBECK, L. (1931): Über die Parkinsonienschichten Nordbayerns mit besonderer Berücksichtigung der Parkinsonienschichten Nordwestdeutschlands. – Jb. Preuß. geol. Landesanst., **51**: 819–894, 10 Taf.; Berlin.

SCHWEIGERT, G. (2000): Über den Aptychus der mitteljurassischen Ammonitengattung *Kosmoceras*. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **2000**: 698–704, 1 Abb.; Stuttgart.

SEYED-EMAMI, K., SCHAIRER, G. & BEHROOZI, A. (1996): Ammoniten aus dem oberen Bajoc (Mittlerer Jura) des SE-Koppeh Dagh du SE-Alborz (NE-Iran). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **36**: 87–106, 3 Taf., 6 Abb., 1 Tab.; München.

SENIOR, J. R., PARSONS, C. F. & TORRENS, H. S. (1970): New sections in the Inferior Oolite of South Dorset. – Proc. Dorset nat. Hist. archaeol. Soc., **91**(1969): 114–119, 1 Abb.; Dorset.

STOLMAR, M. (1985): Die Ostalb für Fossiliensammler. – Fossilien, **1985**: 173–185, 14 Abb.; Korb.

TRAUTH, F. (1923): Über eine Doggerfauna aus dem Lainzer Tiergarten bei Wien. – Ann. naturhist. Mus., **36**: 167–250, 1 Taf.; Wien.

WESTERMANN, G. E. G. (1967): Jurassique Moyen (Alpes exclusive). – Lex. Strat. Int., **5/2**, 197 S., 11 Abb., 1 Kt.; Paris.

WETZEL, W. (1911): Faunistische und stratigraphische Untersuchung der Parkinsonienschichten des Teutoburger Waldes bei Bielefeld. – Palaeontographica, A, **58**: 77–157, 10 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

– (1924): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des mittleren Doggers von Nordwesteuropa. – Palaeontographica, **65**: 155–247; Stuttgart.

– (1937): Studien zur Paläontologie des nordwestdeutschen Bathonien. – Palaeontographica, A, **87**: 77–157, 6 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

– (1954): Die Bielefelder Garantianen, Geschichte einer Ammonitengattung. – Geol. Jb., **68**: 547–586, 4 Taf., 8 Abb.; Hannover.

WIERZBOWSKI, A., JAWORSKA, M. & KROBICKI, M. (1999): Jurassic (Upper Bajocian – lowest Oxfordian) ammonitico rosso facies in the Pieniny Klippen Belt, Carpathians, Poland: its fauna, age, microfacies and sedimentary environment. – Stud. Geol. Polonica, **115**: 7–74, 23 Abb.; Kraków.

WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. 207 S., 46 Abb.; Berlin & Hamburg (Parey).

ZATWORNITZKY, A. (1914): Mesojurassische Tone im Tale des Kuban. – Bull. Com. Géol., **33/5**: 525–558, 2 Taf., 1 Abb.; Petrograd. – [Russisch]

ZESASHVILI, V. I. (1963): Some representatives of the western Georgian Middle Jurassic faunas. – Trudy Palaeont. Akadem. Nauk GSSR, ser. Geol., **13/18**: 5–35, 3 Taf.; Tbilisi. – [Russisch]

ZIETEN, C. H. v. (1830–1834): Die Versteinerungen Württembergs. 102 S., 72 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Adressen der Autoren:

V. Dietze, Benzstr. 9, D - 73469 Riesbürg.
E-mail: v.dietze@t-online.de
Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D – 70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert.smns@naturkundemuseum-bw.de
Prof. Dr. J. H. Callomon, University College London, 20 Gordon Street, London WC1H OAJ, UK
E-mail: johncallomon@lineone.net
Dr. H. Gauthier, Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Paléontologie, 8 rue Buffon, F – 75005 Paris, or: Institut géologique Albert de Lapparent, 13 Boulevard de l'Hautel, F – 95092 Cergy-Pontoise.

Tafel 1

Fig. 1. *Orthogarantiana baculata* (QUENSTEDT), Lateral- und Ventralansicht (St.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B1 (unterer Abschnitt), Niortense-Zone, Baculata-Subzone SMNS 64565. – x1.

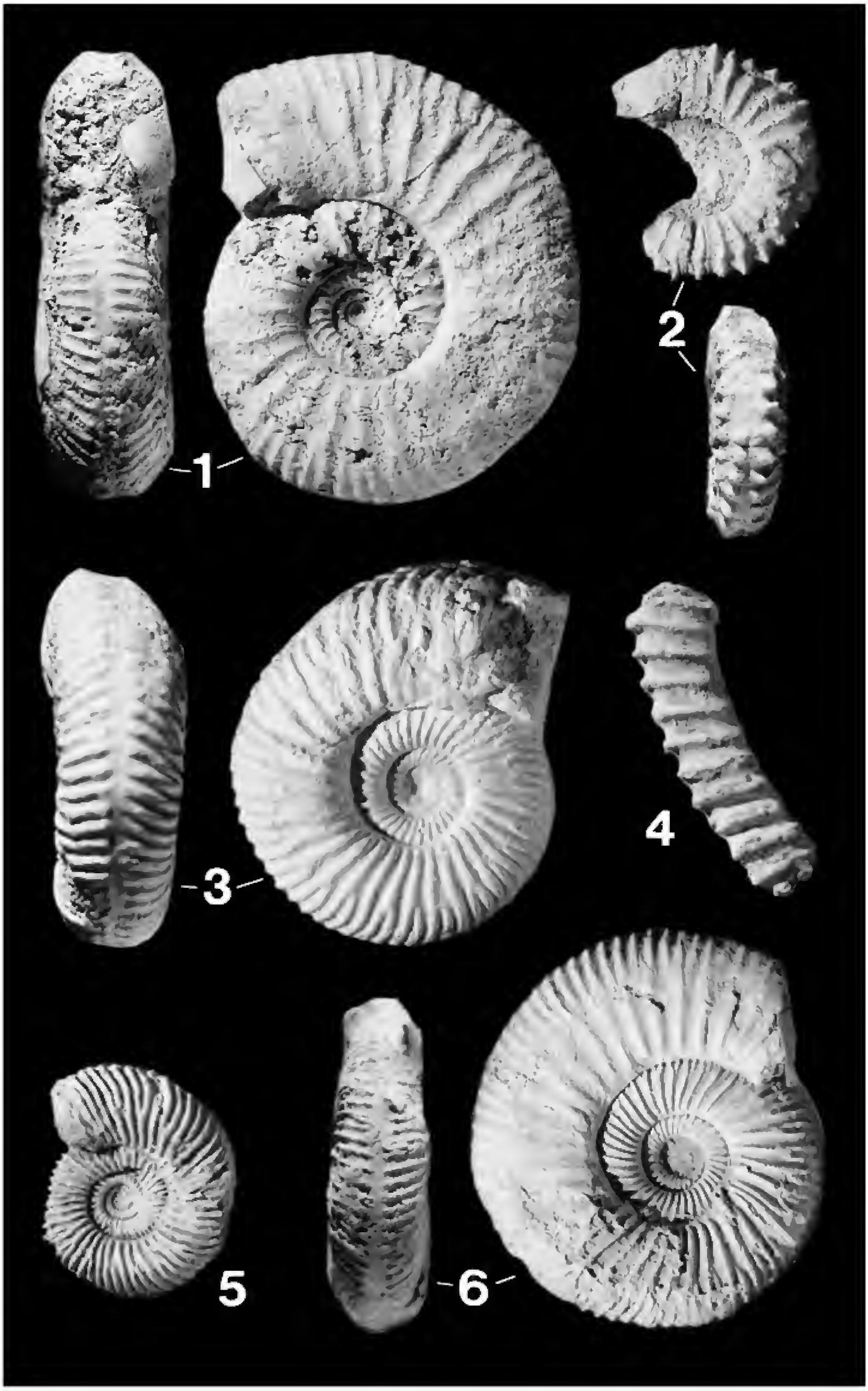
Fig. 2. *Strenoceras quenstedti* DIETL, Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B1 (unterer Abschnitt), Niortense-Zone, Baculata-Subzone; SMNS 64566. – x1.

Fig. 3. *Garantiana suevica* WETZEL, Lectotypus (Orig. QUENSTEDT 1886, Taf. 71, Fig. 15), Ventral- und Lateralansicht (St.). Ipf bei Bopfingen, Bifurcaten-Oolith, Schicht B2, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont. – x1.

Fig. 4. *Spiroceras annulatum* (DESHAYES), Lateralansicht (Sch.). Bopfingen, Jahnstraße, Bifurcaten-Oolith, Schicht B2, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont; SMNS 64567 (leg. F. RIETZE). – x1.

Fig. 5. *Pseudogarantiana* cf. *minima* (WETZEL), Lateralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B2. Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont. SMNS 64568. – x1.

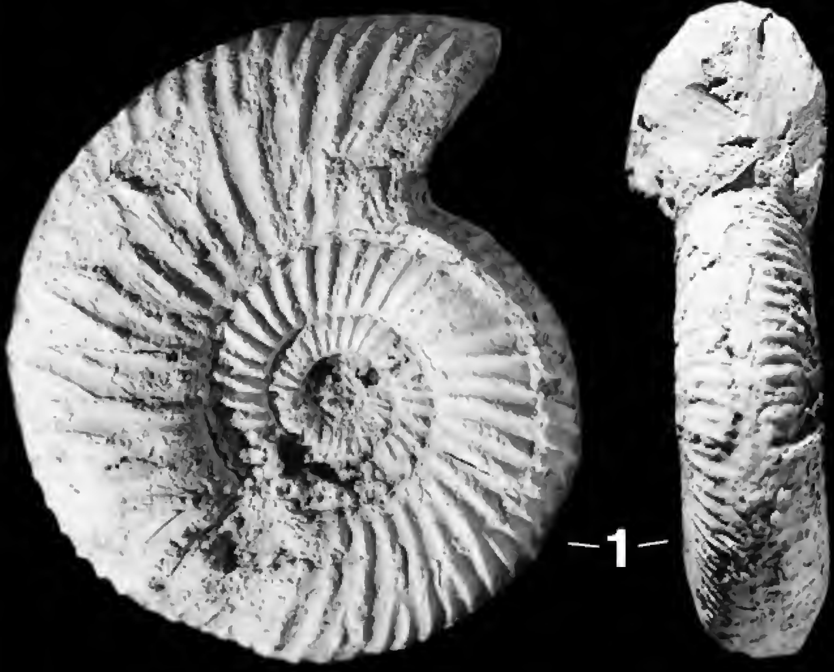
Fig. 6. *Garantiana* aff. *platyrryma* (BUCKMAN), Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B2, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont; SMNS 64569. – x1.

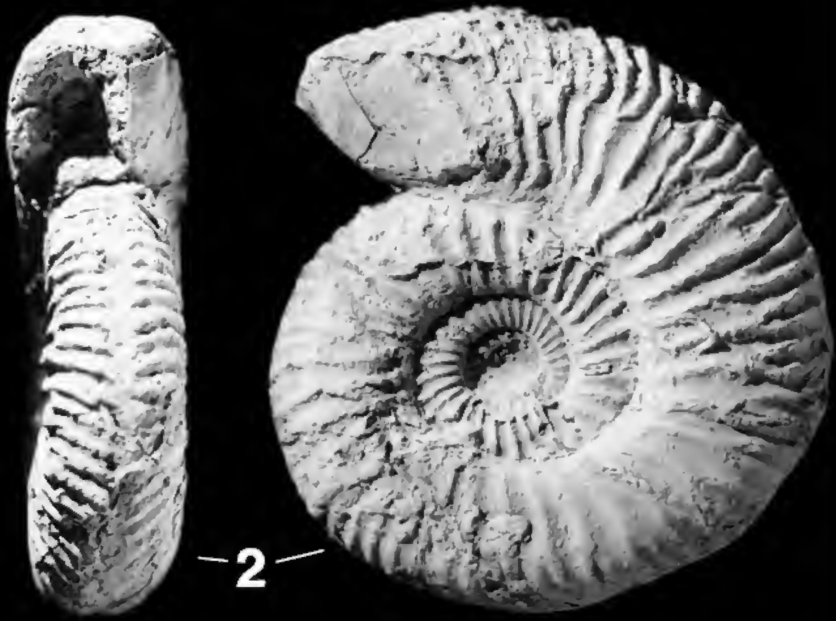

1
2
3
4
5
6

Tafel 2

Fig. 1. *Garantiana suevica* WETZEL, Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B2, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont; SMNS 64570/1. – x1.

Fig. 2. *Garantiana suevica* WETZEL, Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B2, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont; SMNS 64570/2. – x1.

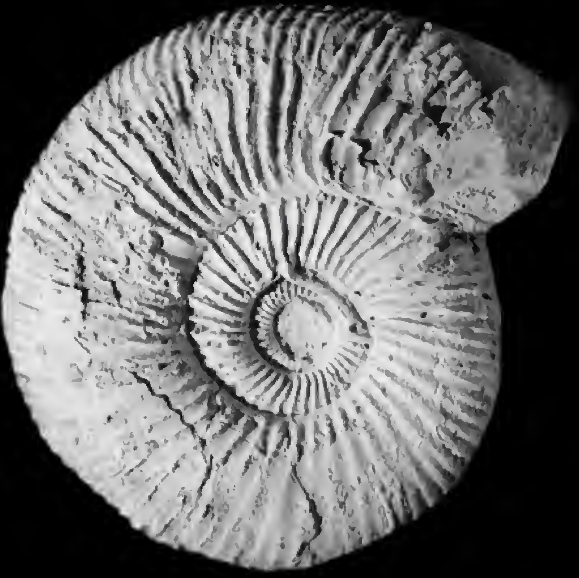

1


2

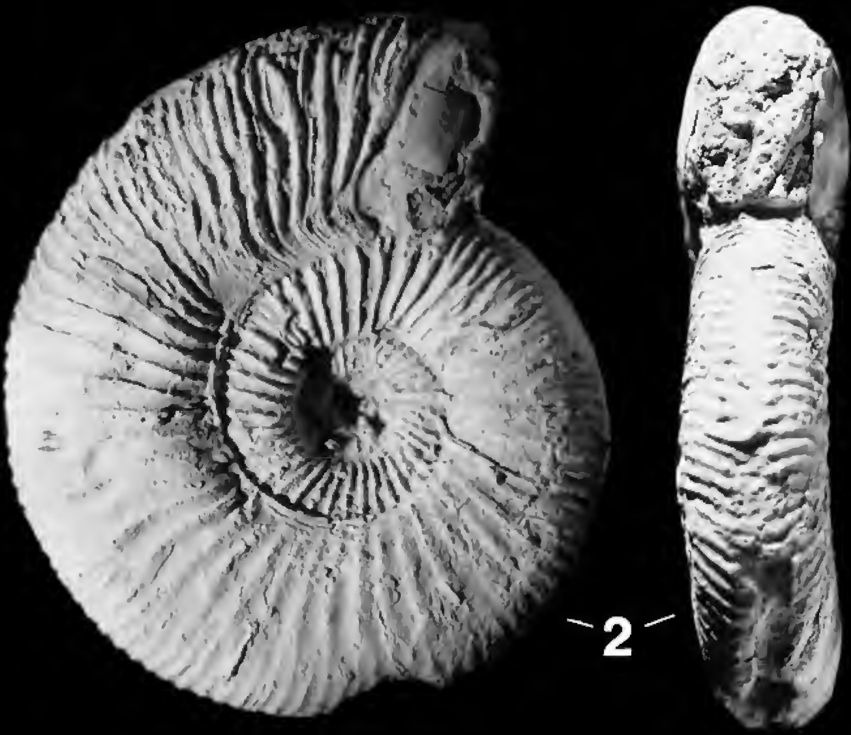
Tafel 3

Fig. 1. *Garantiana suevica* WETZEL var. *subgaranti*, Lateralansicht (St./Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B2, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont; SMNS 64571. – x1.

Fig. 2. *Garantiana subgaranti* WETZEL var. *garantiana*, Ventral- und Lateralansicht (St./Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B3, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *subgaranti*-Horizont; SMNS 64572. – x1.



1

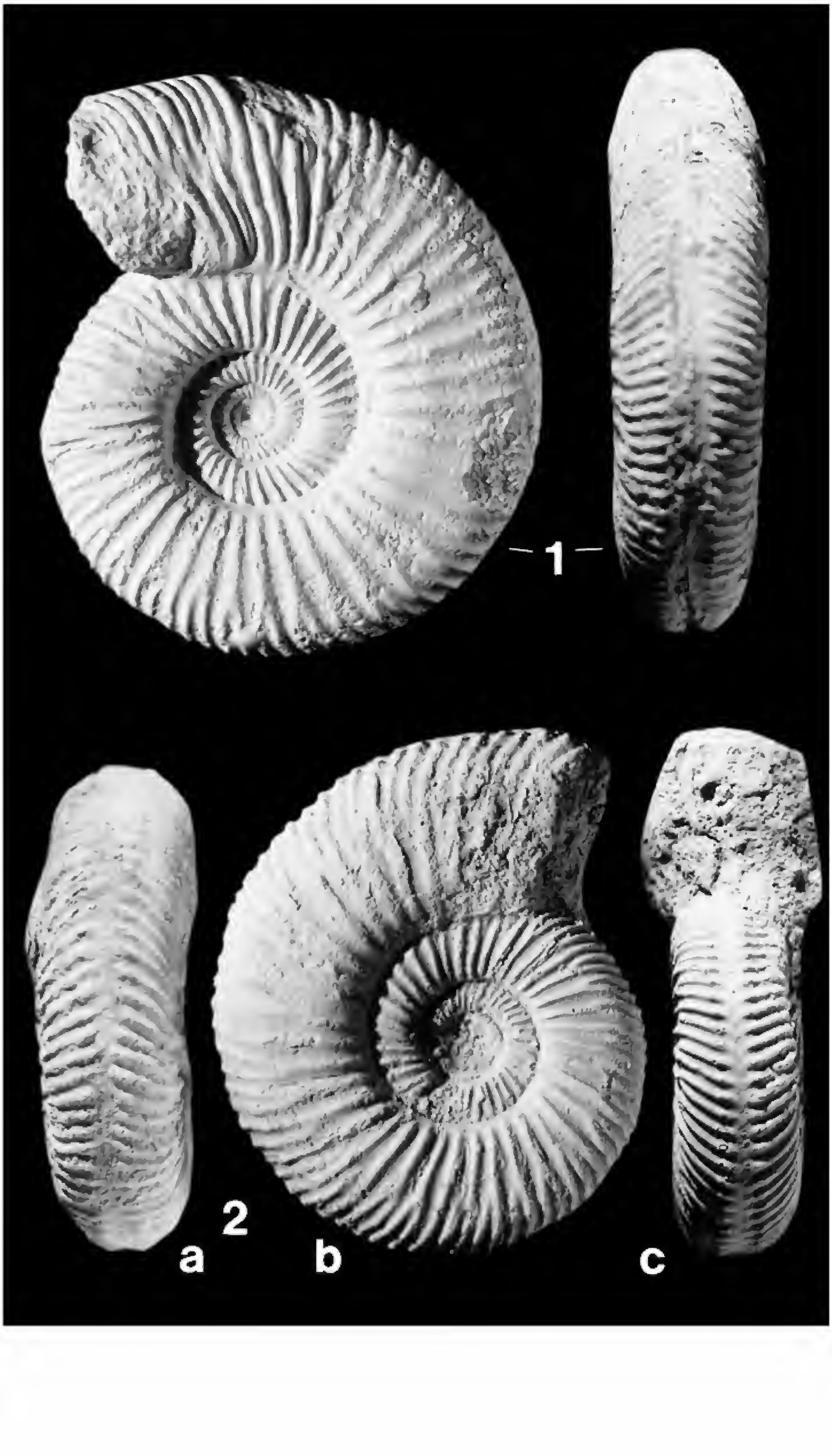


2

Tafel 4

Fig. 1. *Garantiana garantiana* (D'ORBIGNY), Lectotypus, Lateral- und Ventralansicht (St./Sch.), St. Vigor, Oolithe ferrugineuse, Garantiana-Zone (Coll. D'ORBIGNY no. 2149 C-1). – x1.

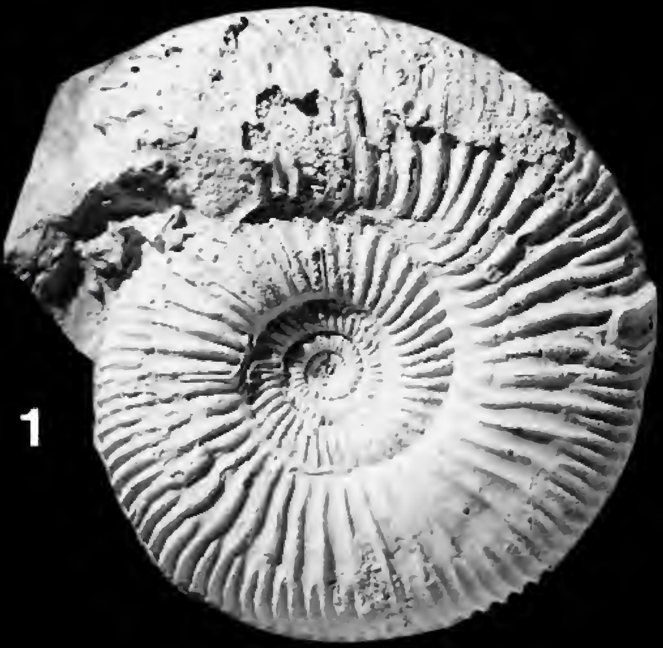
Fig. 2. *Garantiana subgaranti* WETZEL var. *garantiana*, Phragmokon, Lateral- und Ventralansichten (St.). Oberdorf, Brandströmweg, Bifurcaten-Oolith, Schicht B3, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *subgaranti*-Horizont; SMNS 60835 (leg. DIETL & KAPITZKE). – x1.


1
2
a
b
c

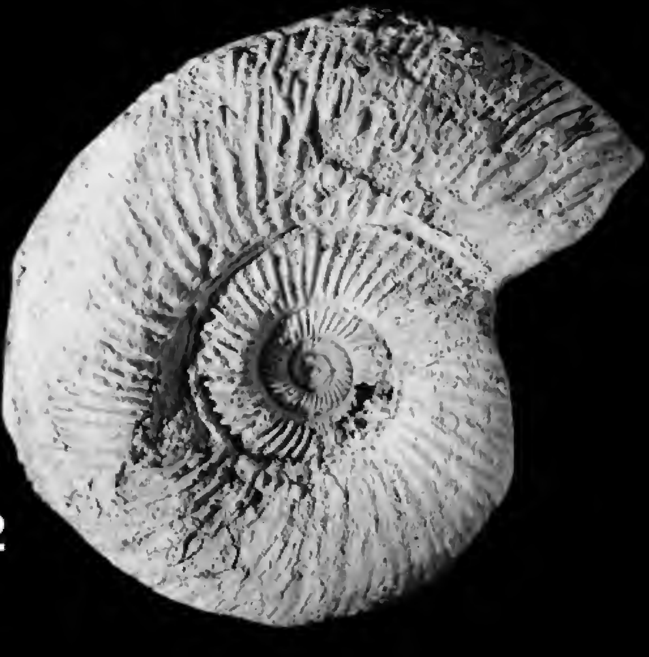
Tafel 5

Fig. 1. *Garantiana suevica* WETZEL var. *garantiana*, Lateralansicht (Sch.). Bopfingen, Jahnstraße, Bifurcaten-Oolith, Schicht B2, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *suevica*-Horizont; SMNS 64573. – x1.

Fig. 2. *Garantiana subgaranti* WETZEL, Lateralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B3, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *subgaranti*-Horizont; SMNS 64574. – x1.



1



2

Tafel 6

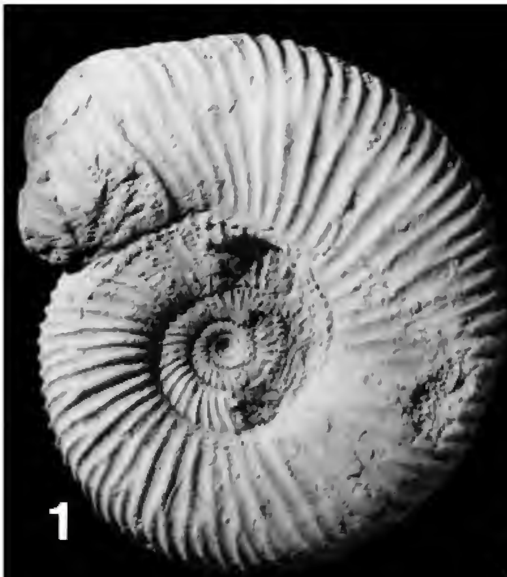
Fig. 1 *Garantiana subgaranti* WETZEL, Lateralansicht (Sch.). Oberdorf, Brandströmweg, Bifurcaten-Oolith, Schicht B3, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *subgaranti*-Horizont; SMNS 64575 (leg. U. SAUERBORN). – x1.

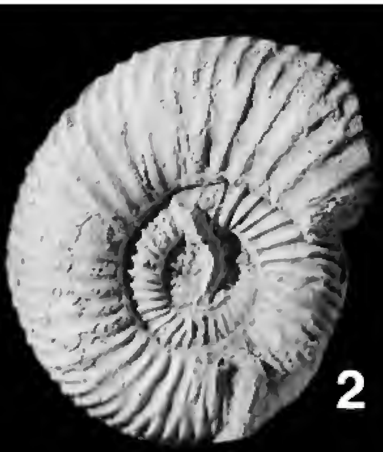
Fig. 2. *Garantiana subgaranti* WETZEL var. *garantiana*, Lateralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof. Bifurcaten-Oolith, Schicht B3, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *subgaranti*-Horizont; SMNS 64576. – x1.

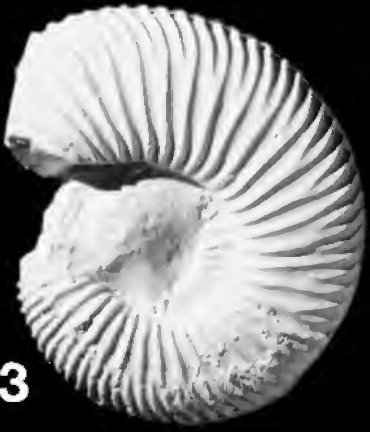
Fig. 3. *Garantiana subgaranti* WETZEL, Lectotypus. Lateralansicht (St.). Bethel bei Bielefeld, „Untere Parkinsonienschichten", Garantiana-Zone. Slg. IMGPGö. – x1.

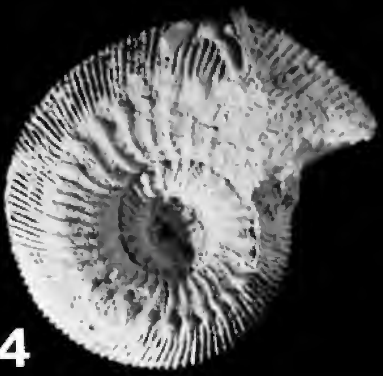
Fig. 4–5. *Cadomites* cf. *arkelli* STURANI, Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Bopfingen, Jahnstraße, Bifurcaten-Oolith, Schicht B3, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *subgaranti*-Horizont; SMNS 64577. – x1.

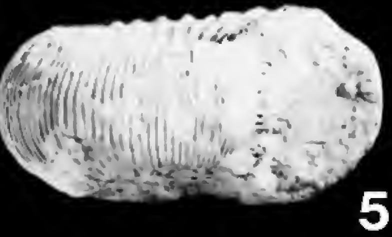
Fig. 6. *Garantiana subgaranti* WETZEL var. *wetzeli*, Lateralansicht (St.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht B3, Garantiana-Zone, Garantiana-Subzone, *subgaranti*-Horizont; SMNS 64578. – x1.

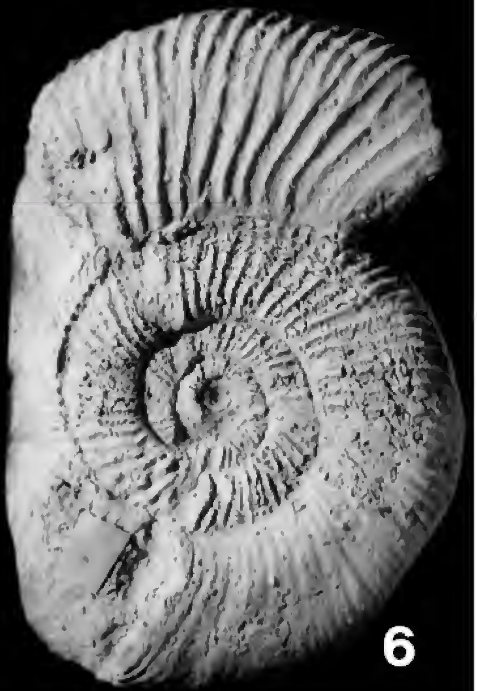

1


2


3


4


5

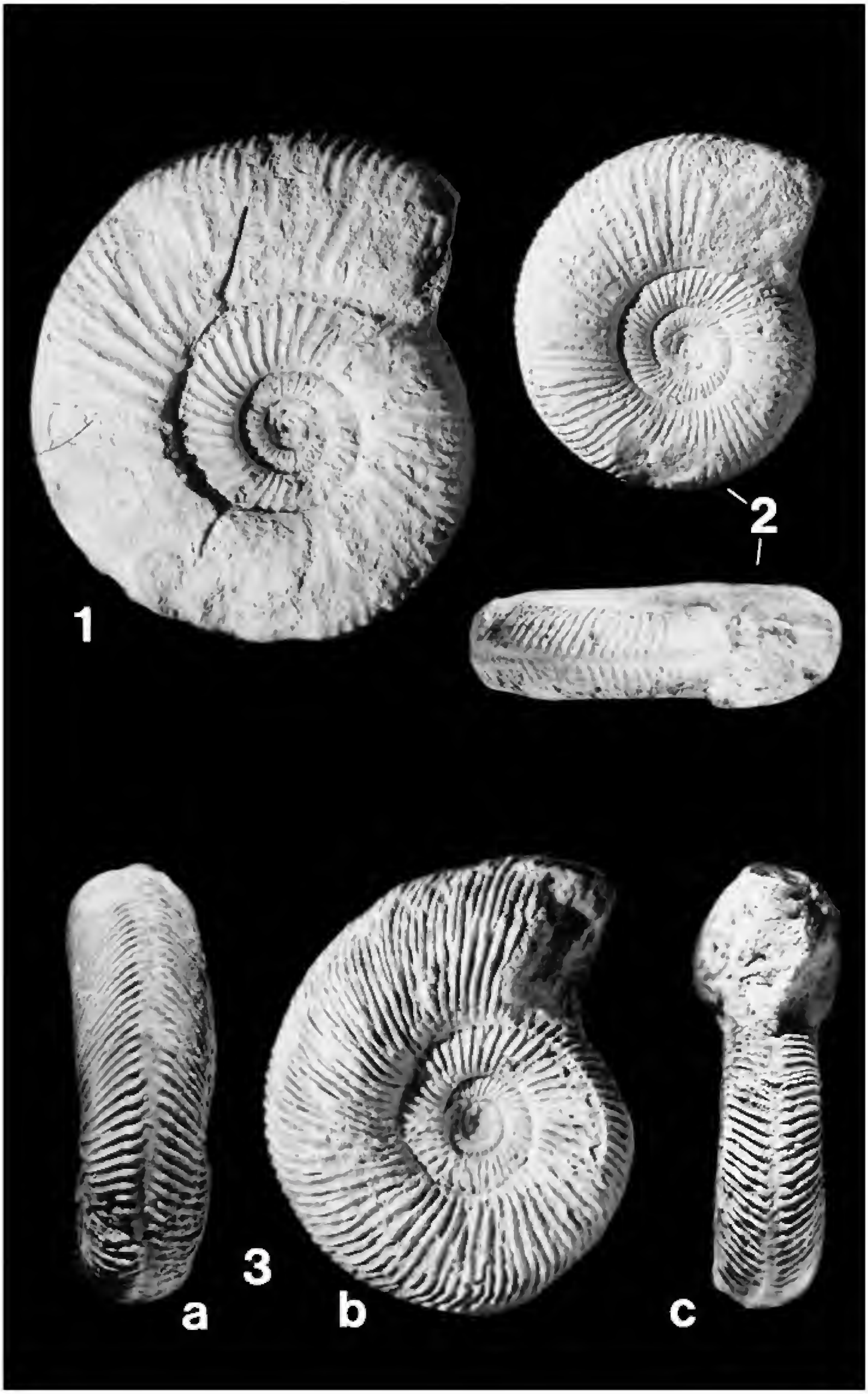

6

Tafel 7

Fig. 1. *Garantiana wetzeli* Trauth var. *subgaranti*, Lateralansicht (St.). Bopfingen, Aalener Straße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont; SMNS 64579. – x1.

Fig. 2. *Garantiana wetzeli* Trauth, Holotypus (Orig. Quenstedt 1886, Taf. 72, Fig. 1), Phragmokon, Lateral- und Ventralansicht (St.). Bopfingen, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont. – x1.

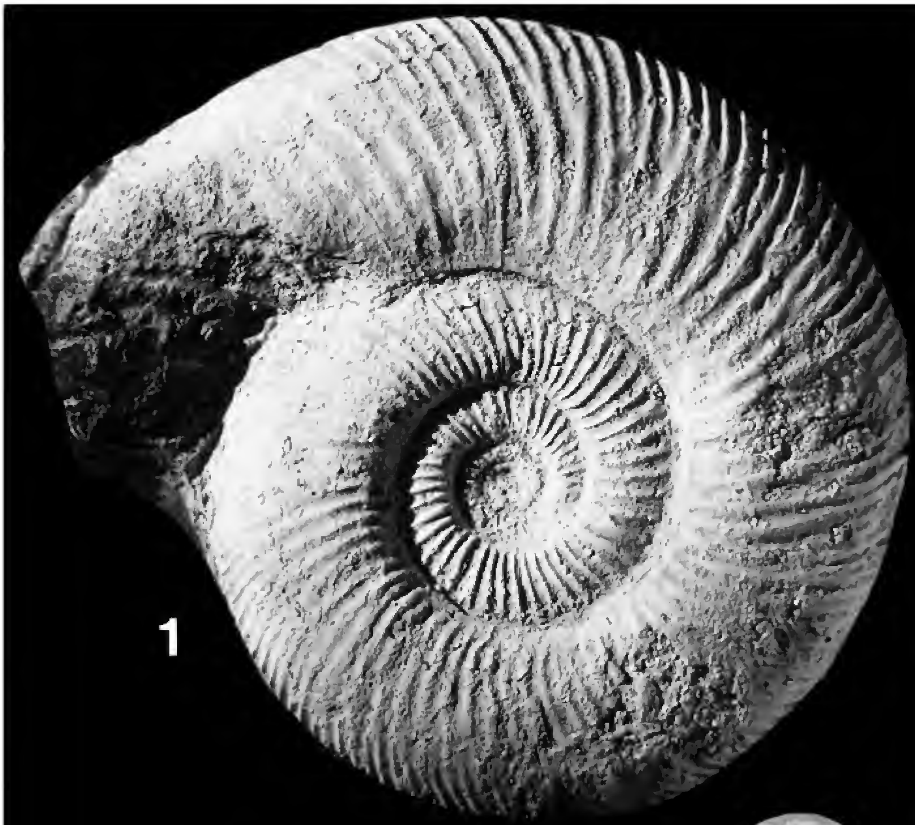
Fig. 3. *Garantiana wetzeli* Trauth, Phragmokon, Lateral- und Ventralansichten (St.). Bopfingen, Aalener Straße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont; SMNS 64580/1. – x1.


1
2
3
a
b
c

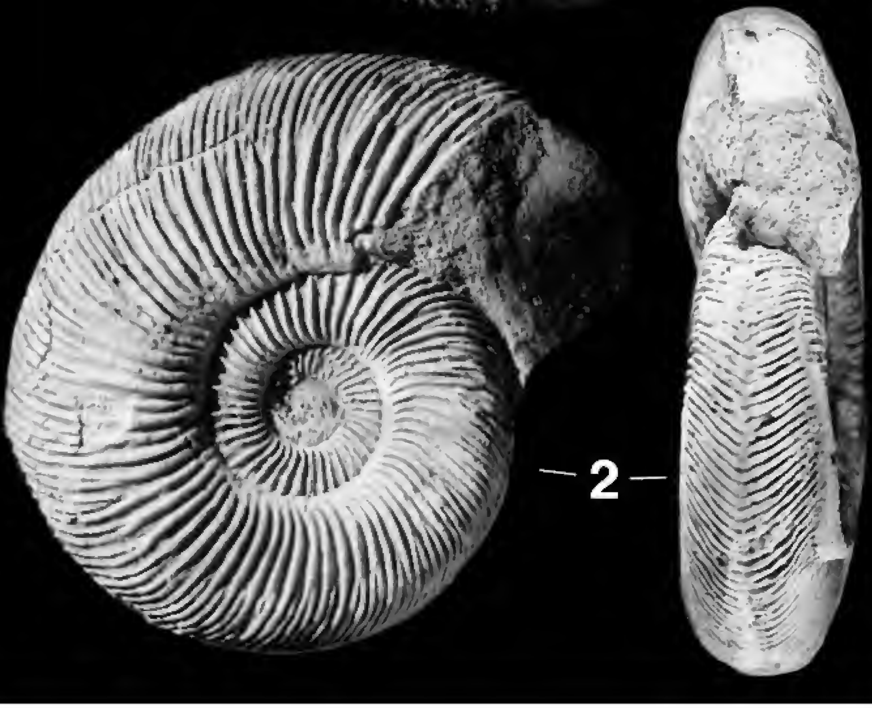
Tafel 8

Fig. 1. *Garantiana wetzeli* TRAUTH, Lateralansicht (St.). Oberdorf, Brandströmweg, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont; SMNS 60834 (leg. DIETL & KAPITZKE). – x1.

Fig. 2. *Garantiana wetzeli* TRAUTH, Lateral- und Ventralansicht (St.). Bopfingen, Aalener Straße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont; SMNS 64580/2. – x1.



1

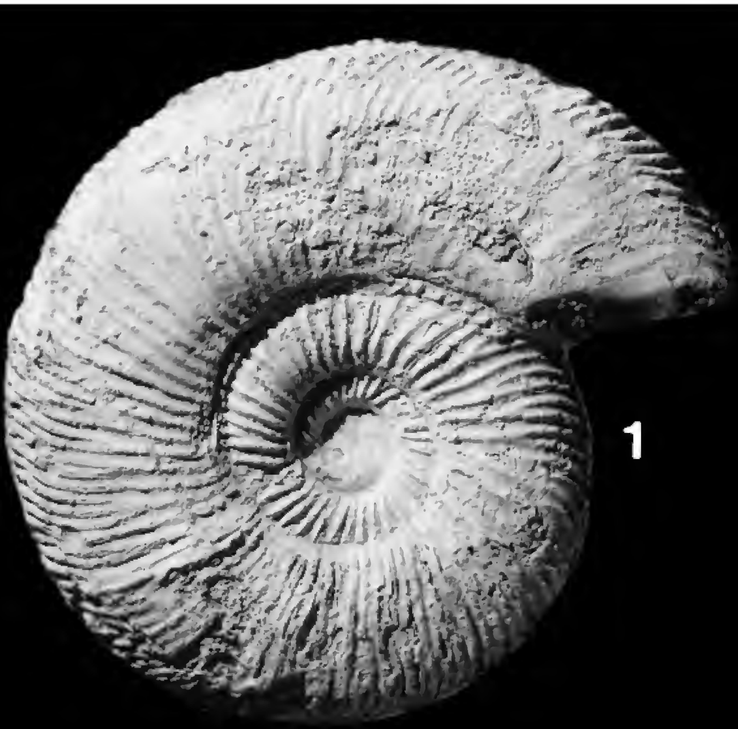


2

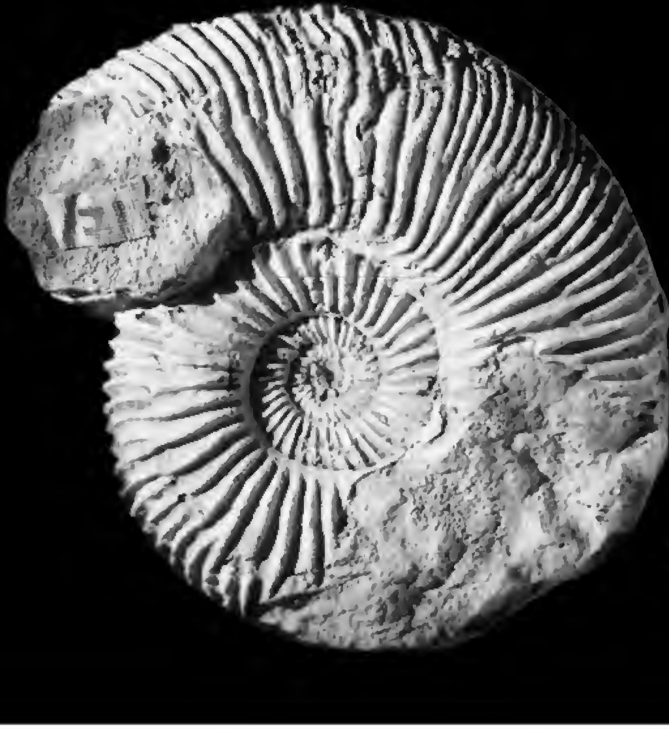
Tafel 9

Fig. 1. *Garantiana wetzeli* TRAUTH, Lateralansicht (St.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont; SMNS 64581. – x1.

Fig. 2. *Garantiana wetzeli* TRAUTH var. cf. *tetragona*, Lateralansicht (Sch.). Bopfingen, Aalener Straße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont; SMNS 64582. – x1.



1

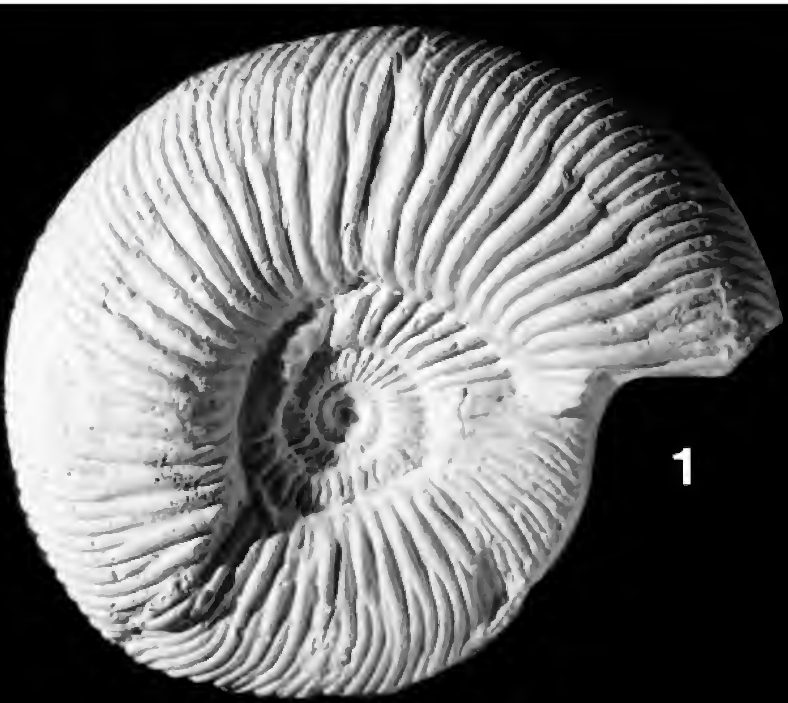


2

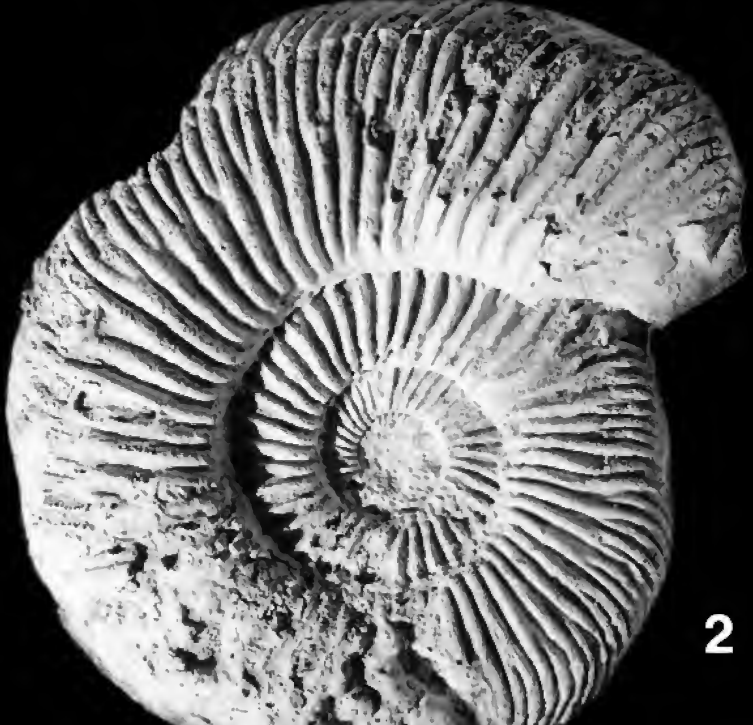
Tafel 10

Fig. 1. *Garantiana tetragona* WETZEL, Lectotypus (Orig. WETZEL 1911, Taf. 11, Fig. 8–9), Lateralansicht (Sch.). Bethel bei Bielefeld, „Untere Parkinsonienschichten“, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone. IMGPGö, Nr. 5537. – x1.

Fig. 2. *Garantiana tetragona* WETZEL, Lateralansicht (St.). Bopfingen, Jahnstraße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont. SMNS 64583. – x1.



1

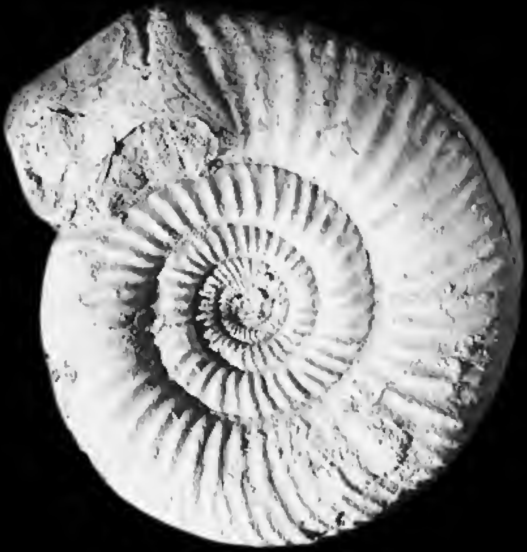


2

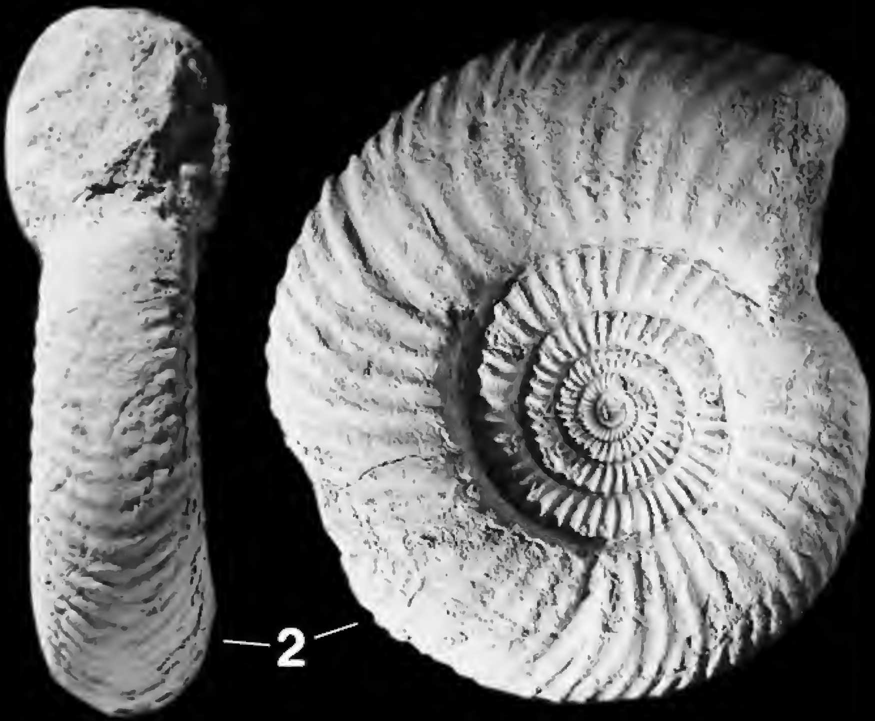
Tafel 11

Fig. 1. *Cleistosphinctes* ex gr. *althoffi* (Wetzel), Lateralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont. SMNS 64584/1. – x1.

Fig. 2. *Prorsisphinctes pseudomartinsi* (Siemiradzki), Innenwindung, Ventral- und Lateralansicht (St.). Bopfingen, Aalener Str., Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont. SMNS 64585. – x1.



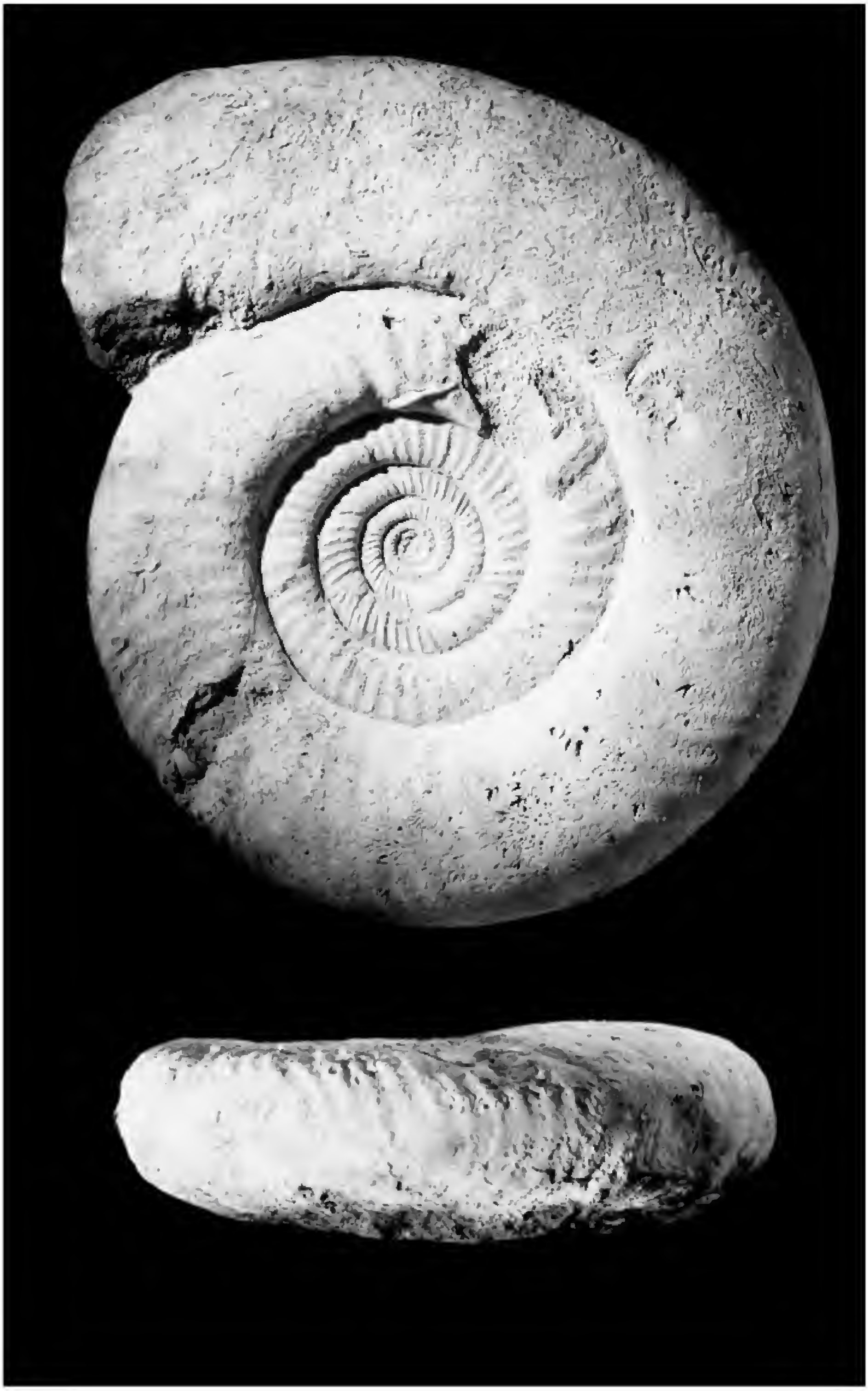
1



2

Tafel 12

Prorsisphinctes pseudomartinsi (Siemiradzki), Ventral- und Lateralansicht (St.). Oberdorf, Brandströmweg, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont. SMNS 60751 (leg. Dietl & Kapitzke). – x2/3.



Tafel 13

Fig. 1. *Cleistosphinctes* ex gr. *althoffi* (Wetzel), Lateralansicht (Sch.). Röttingen, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont SMNS 64586. – x1.

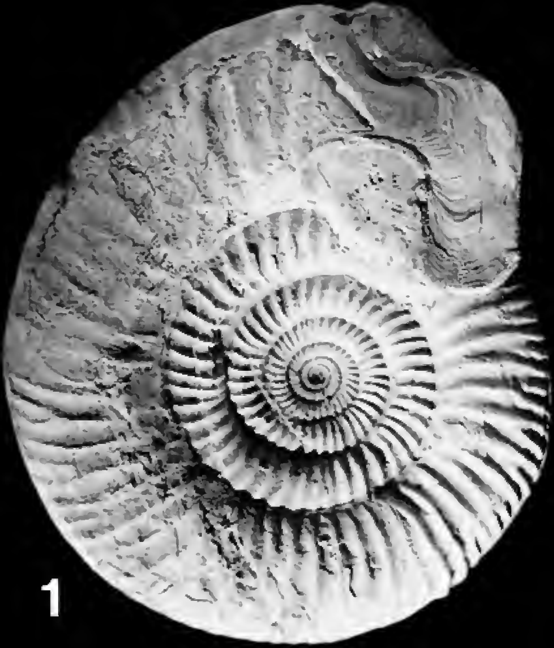
Fig. 2. *Cleistosphinctes* ex gr. *althoffi* (Wetzel), Lateralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont SMNS 64584/2. – x1.

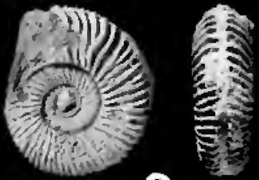
Fig. 3. *Pseudogarantiana minima* (Wetzel), Lateral- und Ventralansicht (St.). Bopfingen, Oberer Kreuzheckenweg, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii. Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont. SMNS 64587. – x1.

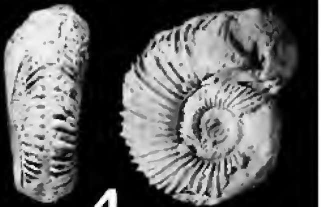
Fig. 4. *Pseudogarantiana minima* (Wetzel), Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P2. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont. SMNS 64588/1. – x1.

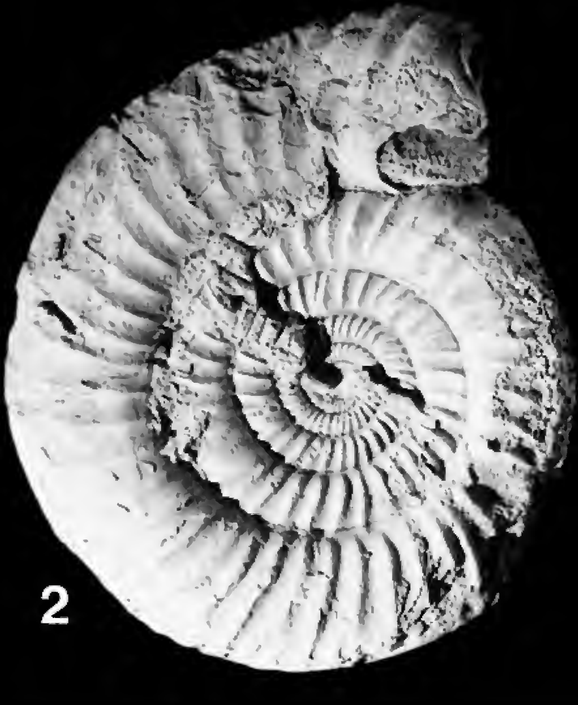
Fig. 5. *Pseudogarantiana dichotoma* Bentz, Lateralansicht (St./Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Bifurcaten-Oolith, Schicht P2. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont. SMNS 64588/2. – x1.

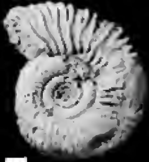
Fig. 6. *Pseudogarantiana minima* (Wetzel) var. *pusilla* Wetzel, Lateralansicht (St./Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1b. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont. SMNS 64589. – x1.

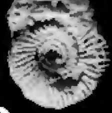

1


3


4


2


5


6

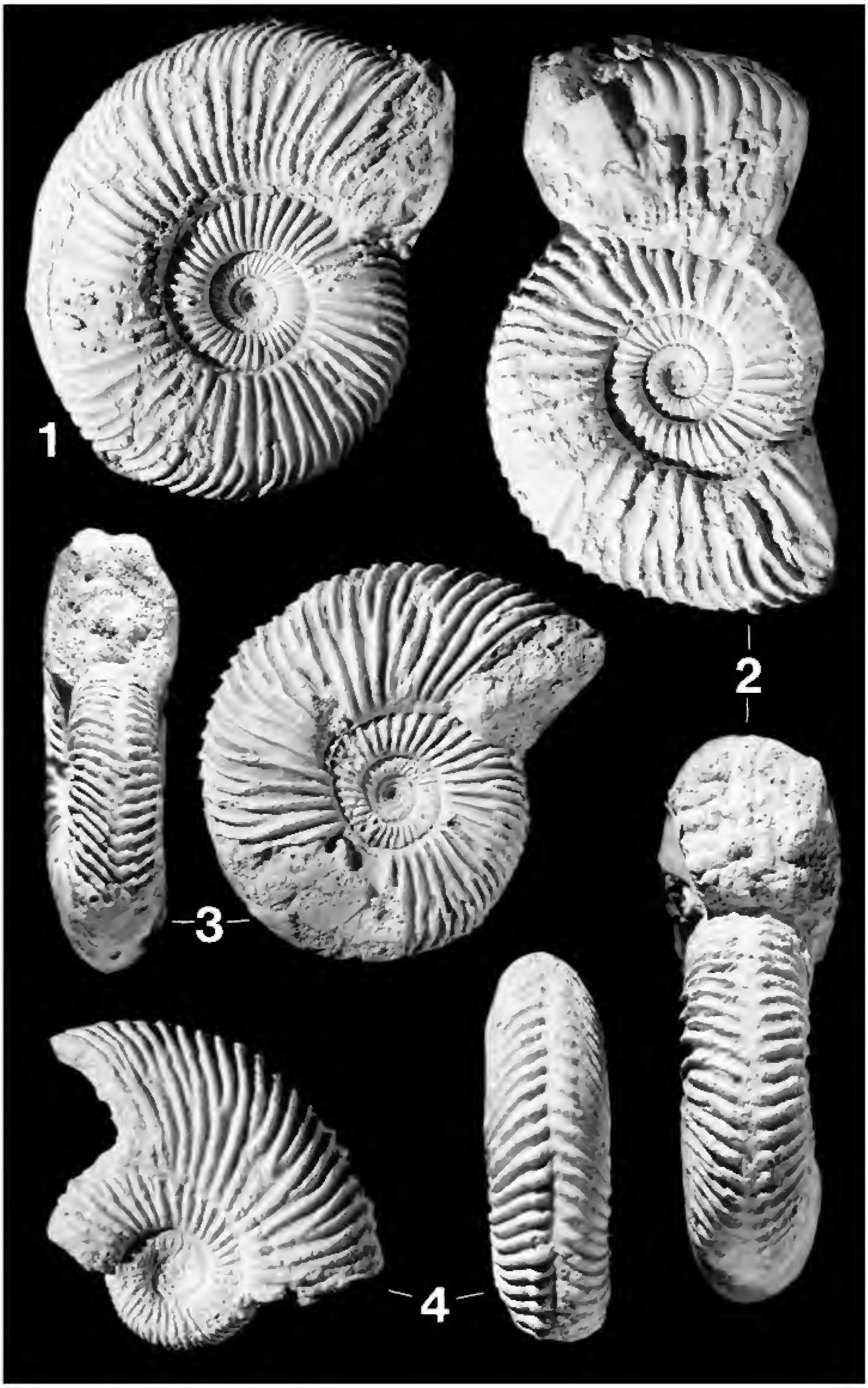
Tafel 14

Fig. 1. *Garantiana tetragona* WETZEL var. *wetzeli*, Lateralansicht (St./Sch.). Oberdorf, Karksteinstraße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont. SMNS 64590 (leg. STOLMAR). – x1.

Fig. 2. *Garantiana quenstedti* WETZEL var. *coronata*, Lateral- und Ventralansicht (St./Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont. SMNS 64591. – x1.

Fig. 3. *Garantiana quenstedti* WETZEL, Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont. SMNS 64592. – x1.

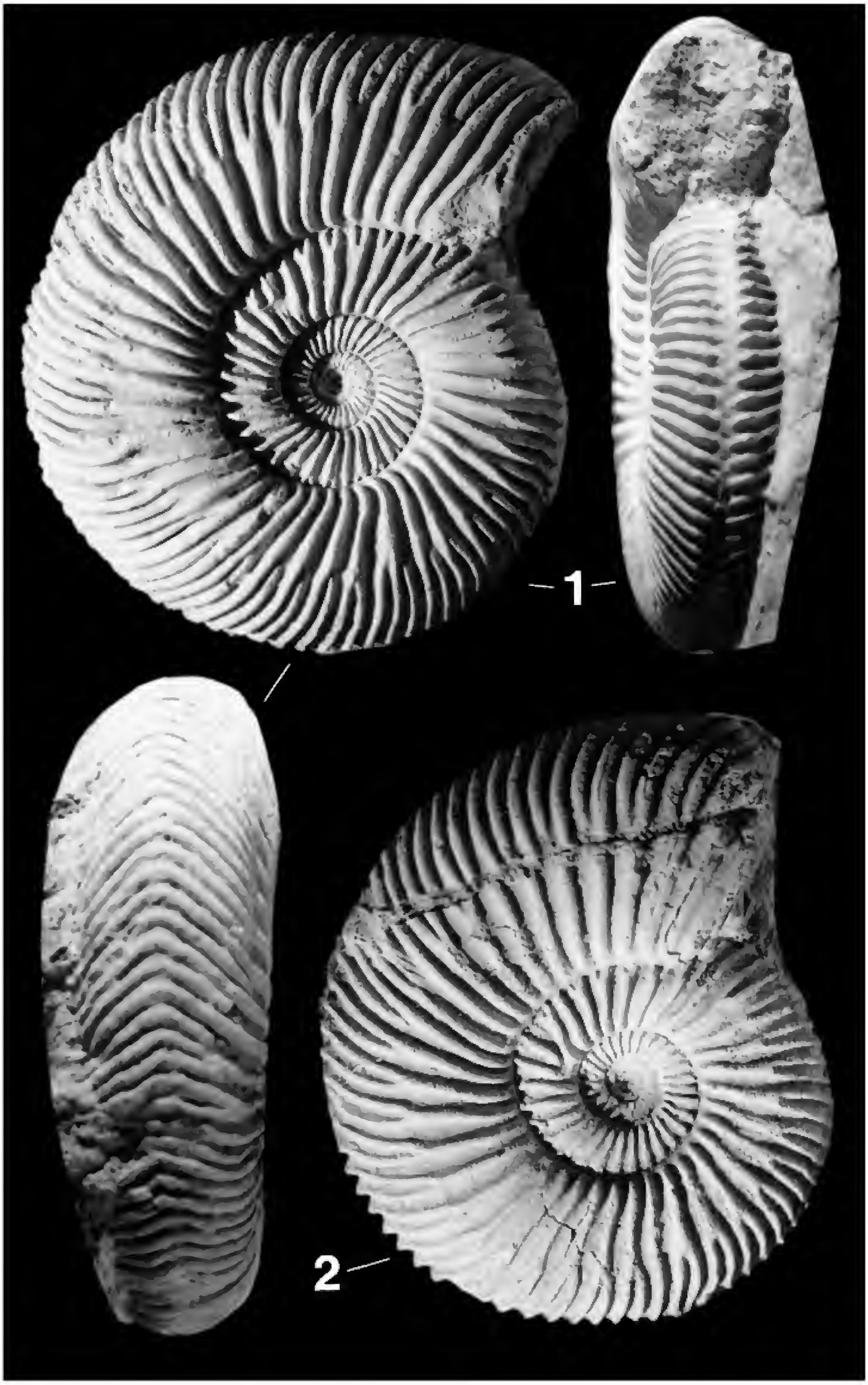
Fig. 4. *Garantiana quenstedti* WETZEL, Lectotypus (Orig. QUENSTEDT 1886, Taf. 72, Fig. 3), Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont. GPIT. – x1.


1
2
3
4

Tafel 15

Fig. 1. *Garantiana ipfensis* n. sp., Holotypus, Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P2, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont; SMNS 64357/7 (leg. M. STOLMAR). – x1.

Fig. 2. *Garantiana ipfensis* n. sp., Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Bopfingen, Aalener Straße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P2, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont; SMNS 64593. – x1.


1
2

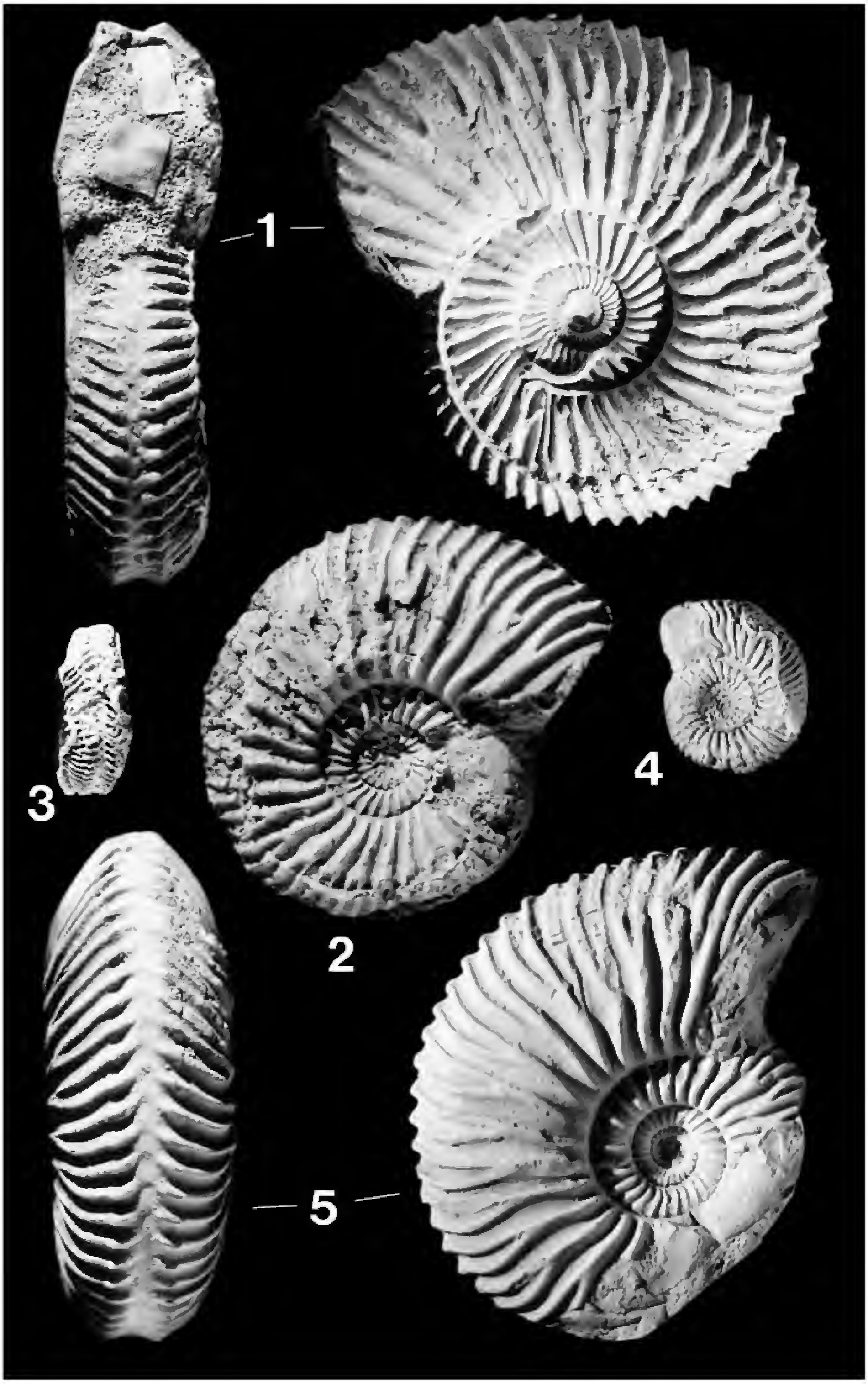
Tafel 16

Fig. 1. *Garantiana ipfensis* n. sp. var. *coronata*, adultes Individuum, Ventral- und Lateralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P2, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont; SMNS 64357/7. – x1.

Fig. 2. *Garantiana ipfensis* n. sp. var. *alticosta*, Ventralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P2, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont; SMNS 64594. – x1.

Fig. 3–4. *Pseudogarantiana minima* (Wetzel), Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Oberdorf, Jüdischer Friedhof, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii. Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont. SMNS 64357/6. – x1.

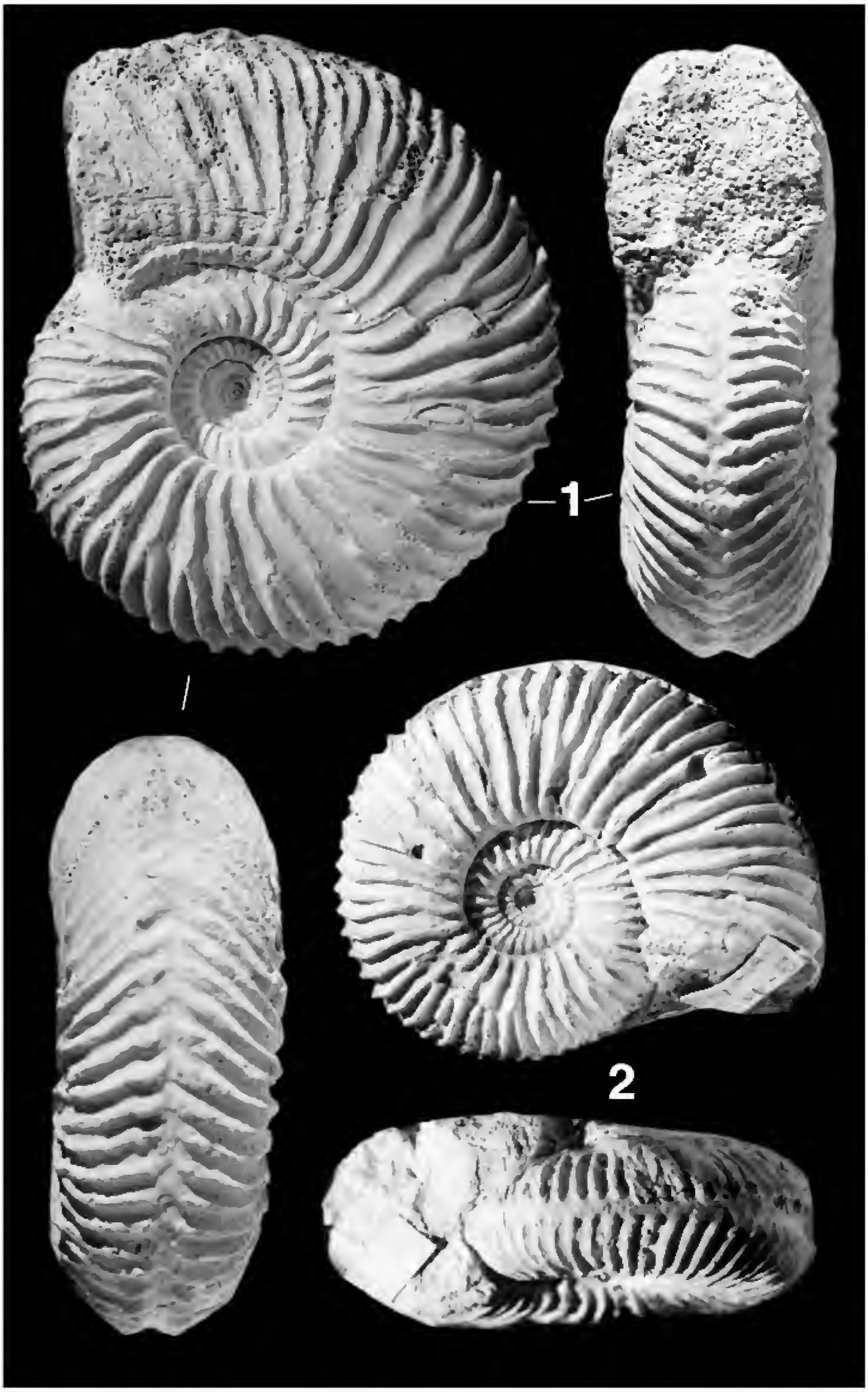
Fig. 5. *Garantiana alticosta* Wetzel, Lectotypus (Orig. zu Wetzel 1911, Taf. 12, Fig. 6), Ventral- und Lateralansicht (Sch.). Bielefeld, „Parkinsonienschichten“, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone. IMGPGö, Nr. 578–12. – x1.


1
3
2
4
5

Tafel 17

Fig. 1. *Garantiana longidoides* (Gauthier, Trévisan & Joron), Lateral- und Ventralansichten (Sch.). Port-en-Bessin/Normandie, Oolite ferrugineuse de Bayeux, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone. SMNS 64595 (Slg. F. Bemmerer). – x1.

Fig. 2. *Garantiana longidoides* (Gauthier, Trévisan & Joron), Lateral- und Ventralansicht (Sch.). Bopfingen, Aalener Straße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P3a, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, ?*rarecostata*-Horizont; SMNS 64098/13. – x1.


1
2

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 316	9 pp., 9 figs.	Stuttgart, 28. 2. 2002

A new genus of water measurer from the Lower Cretaceous Crato Formation in Brazil (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha: Hydrometridae)

By Pablo J. Perez Goodwyn, Tübingen

With 9 Figures

Summary

A new genus and species of the gerromorph family Hydrometridae, *Incertametra santanensis* n. gen. n. sp., is described from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-east Brazil. It is the second Mesozoic record for this family. The relationships of the new taxon are discussed. Several new specimens of fossil Hydrometridae from this locality are figured.

Zusammenfassung

Eine neue Gattung und Art der gerromorphen Wanzenfamilie Hydrometridae, *Incertametra santanensis* n. gen. n. sp., wird aus der unterkretazischen Crato Formation von Nordost-Brasilien beschrieben. Es handelt sich erst um den zweiten mesozoischen Fossilnachweis dieser Familie. Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieses neuen Taxons werden diskutiert. Mehrere neue Exemplare von Hydrometriden aus dieser Fundstelle werden abgebildet.

1. Introduction

Family Hydrometridae constitutes a very peculiar cosmopolitan subgroup of Gerromorpha, which is characterised by a long and slender body and the eyes being situated in the middle of an elongated head. These animals are confined to swampy environments, or quiet or slow moving fresh water, where they are able to walk and run over the water surface.

The fossil record of this family is scarce, and relatively young: From Baltic amber *Limnacis* Germar, 1856 (two species; Popov, 1996) and *Metrocephala anderseni* Popov, 1996; Lower Eocene *Eocenometra danica* Andersen, 1982a; and Upper Oligocene *Protobacillometra oligocenica* Nel & Paicheler, 1993. Nel & Popov (2000) described the first Cretaceous Hydrometridae which was a very interesting discovery since this fossil is more than 70 million years older than the previously described fossil representatives. Nevertheless, this first Cretaceous fossil species already looked very similar to modern Hydrometridae.

The Crato formation in Brazil is well known for its diversity of fossil insects (Bechly, 1998a-c; Grimaldi, 1990, 1991; Martill et al., 1993). The present discovery of a new genus of Hydrometridae in this formation suggests that this family was quite diverse in this paleohabitat.

Methods

The fossil specimens have been studied with a binocular microscope. The photos were made with a SLR camera and macro lens, or by directly scanning of the fossils with a flatbed scanner. The comparison of the new genus with *Cretaceometra* Nel & Popov, 2000 is also based on Andersen (1977, 1982b). Measurements are given in millimetres.

2. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linnaeus, 1758 (= Hexapoda Latreille, 1825)
Pterygota Brauer, 1885
Order Heteroptera Latreille, 1810
Infraorder Gerromorpha, Popov, 1971
Family Hydrometridae, Billberg, 1820

Genus *Incertametra* n. gen.

Type-species: *Incertametra santanensis* n. sp.

Derivation of name: The genus name refers to the uncertainty of the phylogenetic position within the family Hydrometridae.

Diagnosis. – Body elongated, relatively slender. Head very long, broader at base; eyes rounded; ocelli present. Antennae much longer than head, the second antennomere the longest. Thorax slender, pronotum sides divergent, as long as postocular portion of head. Distance between fore and mid coxae slightly longer than that between mid and hind coxae. Legs very long, but only hind legs as long as or slightly longer than body length. Second tarsi much longer than first and third. Abdominal segments wider than long, or as wide as long, segment IV the widest. Tergites longer than wide, and as wide as paratergites.

Incertametra santanensis n. sp.

Figures 1–6

Type material: Holotype SMNS 64652 (old number 219); Paratype SMNS 64653 (old number 220), female; both deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart in Germany.

Further material: Two further specimens from the same locality that probably belong to this new genus and species are deposited at the Museum für Naturkunde in Berlin (Germany) with the preliminary collection number 108/D116 (Fig. 5), and at coll. Fossils-Worldwide (Sulzbachtal, Germany) with the preliminary collection number R62 (Fig. 6).

Type locality: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern part of the state of Ceará, NE Brazil.

Type horizon: Lower Cretaceous, Upper Aptian (about 115 million years), Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu Martill et al. 1993), formerly known as Santana Formation – Crato Member.

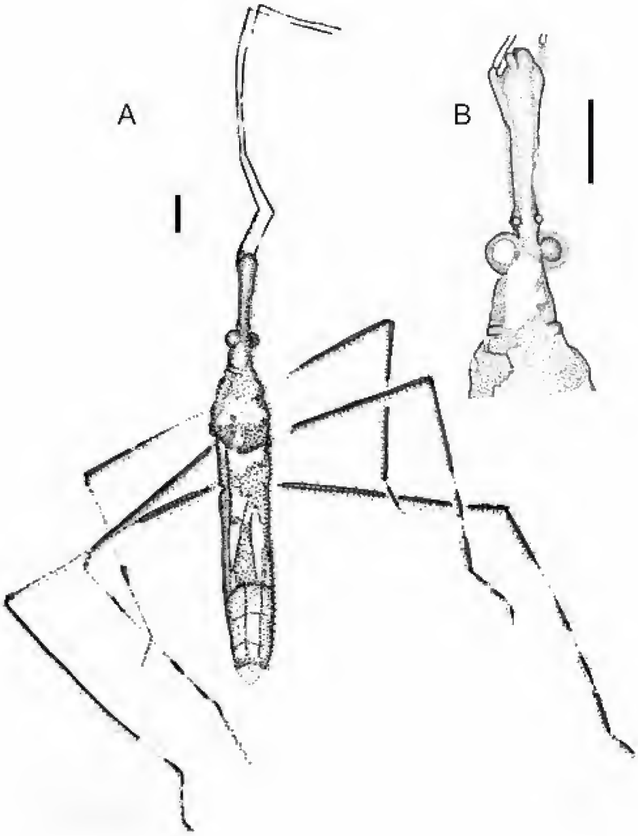


Fig. 1. *Incertametra santanensis* n. gen. n. sp., Holotype SMNS 64652.
A: habitus; B: detail of head. Scales 1 mm.

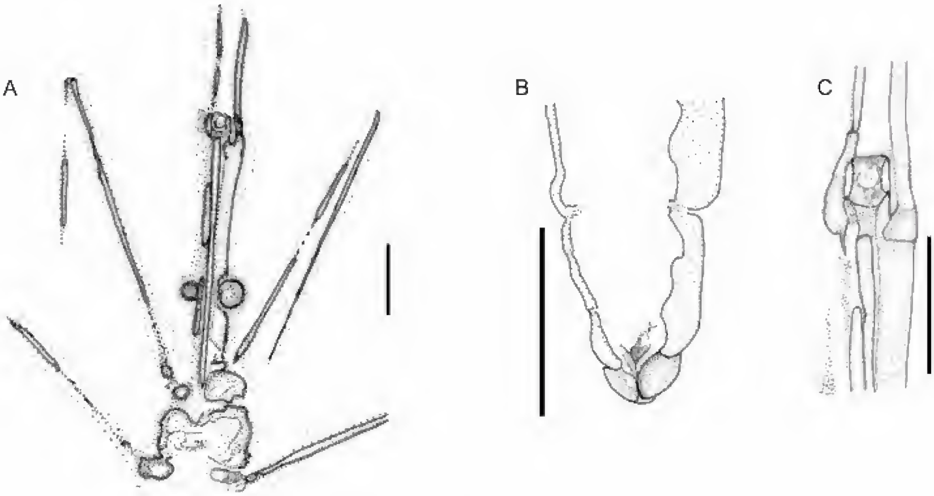
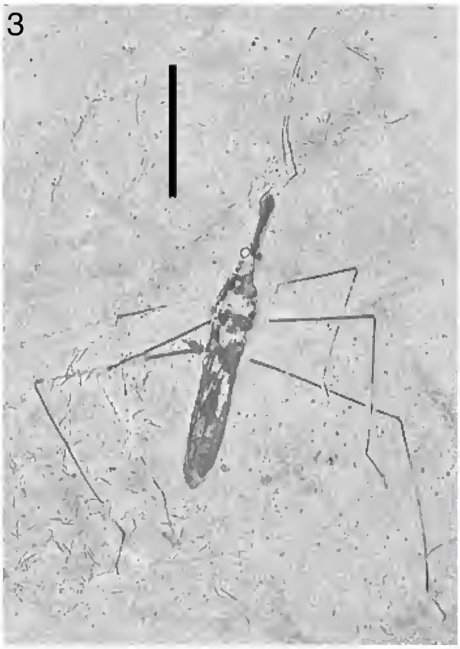


Fig. 2. *Incertametra santanensis* n. gen. n. sp., Paratype SMNS 64653.
A: Head and part of thorax; B: Female terminalia; C: Detail of head. Scales 1 mm.



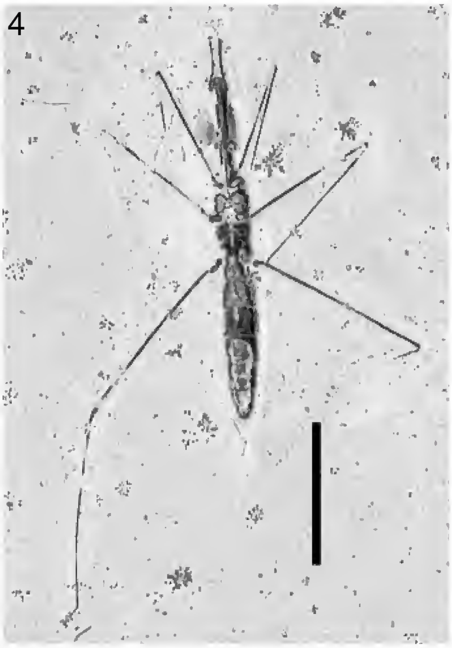
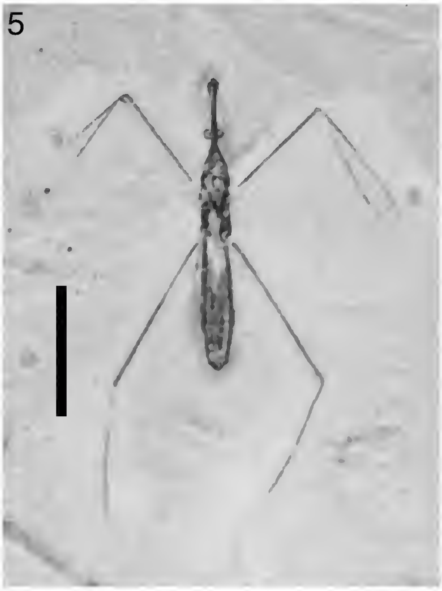


Fig. 3. *Incertametra santanensis* n. gen. n. sp., Holotype SMNS 64652. Scale 5 mm. Photo by G. BECHLY.

Fig. 4. *Incertametra santanensis* n. gen. n. sp., Paratype SMNS 64653. Scale 5 mm. Photo by G. BECHLY.



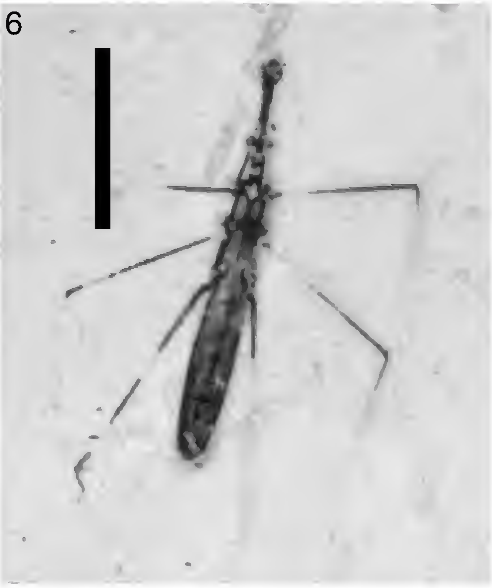


Fig. 5. *Incertametra santanensis* n. gen. n. sp., specimen 108 / D116 (Museum für Naturkunde, Berlin). Scale 5 mm. Photo by G. BECHLY.

Fig. 6. *Incertametra santanensis* n. gen. n. sp., specimen R62 (coll. Fossils-Worldwide). Scale 5 mm. Photo by G. BECHLY.

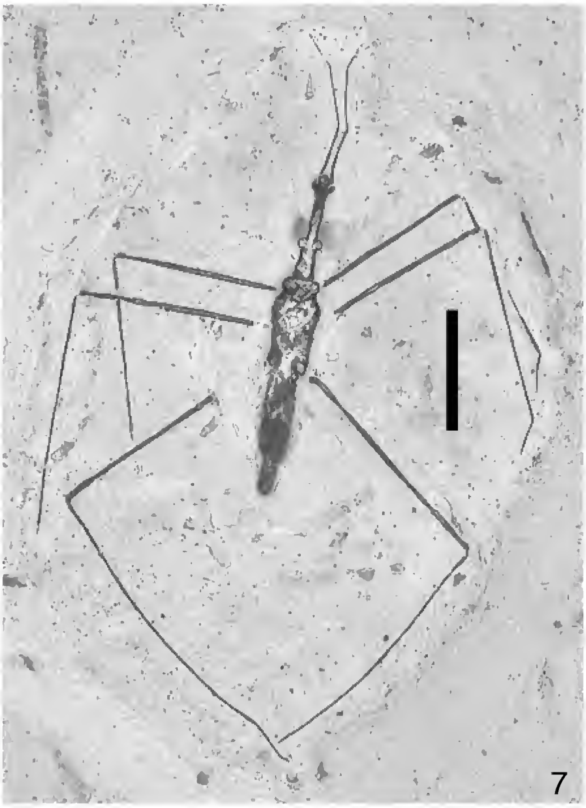


Fig. 7. Hydrometridae indet. (n. gen. et n. sp. ?), Crato Formation, specimen SMNS 64654 (old numbers 218 and I47). Scale 5 mm. Photo by G. Bechly.

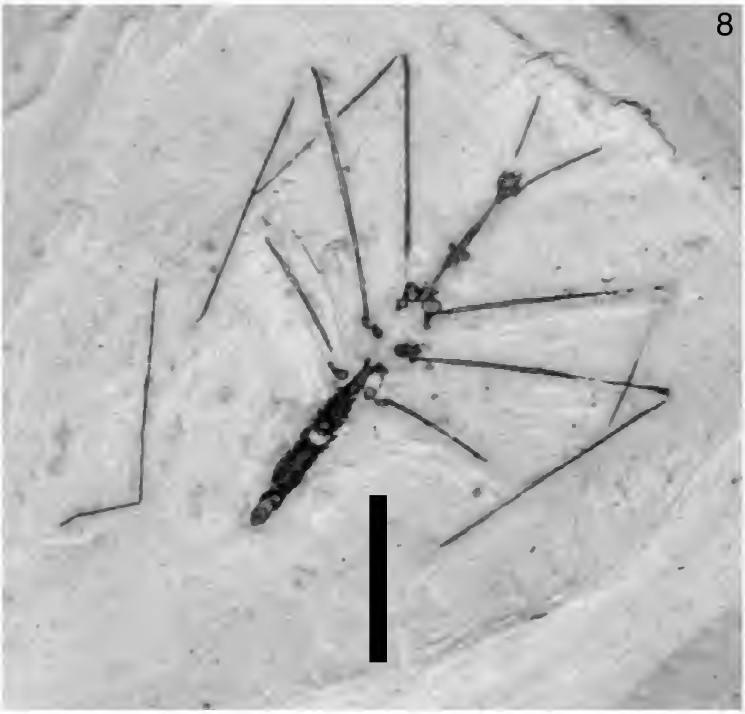


Fig. 8. Hydrometridae indet. (n. gen. et n. sp. ?), Crato Formation, specimen 109/D66 (Museum für Naturkunde, Berlin). Scale 5 mm. Photo by G. Bechly.

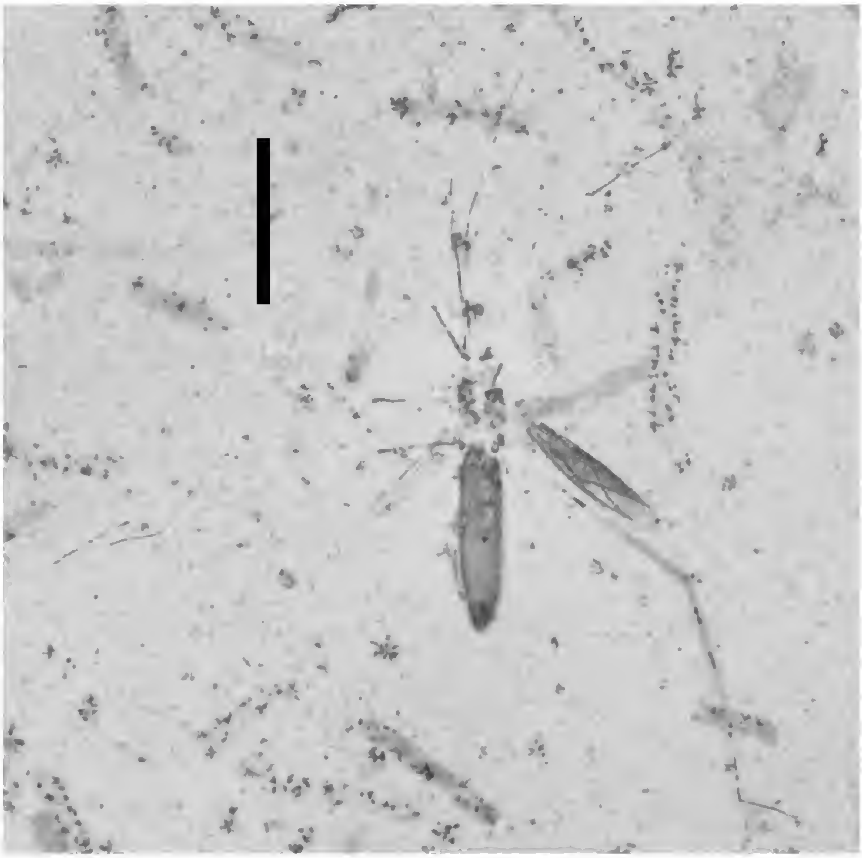


Fig. 9. Hydrometridae indet. cf. *Cretaceometra brasiliensis* Nel & Popov, 2000, Crato Formation, specimen N60/252 (coll. Fossils-Worldwide). Please note the outspread forewing which is an extremely rare preservation in fossil Hydrometridae. Scale 5 mm. Photo by G. Bechly.

Derivation of name: Named after the former (and still very popular) name of the type horizon.

Diagnosis. – That of the monotypic genus.

Description (measurements see table 1). – Head: Long, slender, narrowed at mid length, widest at posterior end. Eyes in posterior third of head. Postocular portion of head trapezoidal, bearing a collar. Anterior portion bent ventrad. Eyes globose and rounded, no furrow or ridge between them. Ocelli present, in front of eyes, slightly mediad. Antennal tubercles very prominent, gular lobes rounded and also prominent, covering basal portion of beak, and reaching the tip of anteclypeus. Anteclypeus large, triangular and slightly convex; surface rugose. No trace of "trichobothrial" tubercles. Beak very long, reaching at least level of fore coxae. Head bearing a shallow furrow which fits the beak. Antennae 4-segmented, first antennomere the thickest and greatly surpassing head apex, third much longer than the remaining ones. First antennomere curved mediad following head shape.

Table 1. Measurements [mm]

Specimen	Holotype	Paratype		Holotype	Paratype
Overall length	12,2	11,58	Fore tibia length	4,38	4,06
Head length	3,57	3,35	Ratio tarsi I	*	*
Max. head width (collar)	0,82	0,9	Mid femur length	4,47	4,98
Anterior head width	0,73	0,65	Mid tibia length	5,2	5,55
Minimum head width	0,48	*	Ratio tarsi II	0,005/1,1/0,4	*
Anteoculus length	2,29	2,16	Hind femur length	6,55	6,47
Postoculus length	0,87	0,74	Hind tibia length	6,61	6,85
Eyes width	0,41	0,45	Ratio tarsi III	0,1/1,1/0,34	0,08/1,05/*
Eyes length	0,35	0,37	Distance fore-mid coxae	*	1,22
Head width at eyes level	0,9	0,89	Distance mid-hind coxae	1,37	1,44
Antennomere I length	1,35	1,7	Pronotum length	*	2,15
Antennomere II length	1,47	*	Thorax overall length	2,8	2,98
Antennomere III length	4,07	*	Abdomen length	5,4	6,08
Antennomere IV length	2,41	*	Abdomen max. width	1,38	1,28
Fore femur length	4,22	3,73			

* = character not preserved

Thorax: Long and slender, shorter than head. In macropterous morph, the enlarged pronotum covers basal portion of metanotum. Pronotum covered by evident pits, posterior tip rounded. Distance between fore and mid coxae slightly larger than that between mid and hind coxae. Meso-metathorax bearing a mid ventral shallow furrow. Surface rugose but no pits or sutures visible ventrally and laterally. Hind coxae inserted in a deep depression formed by metepisternum prolongation and presumably abdominal segment II. Ratio in tarsi could be checked only in mid and hind legs (Table 1). Femora and tibiae ratio: fore < mid < hind (values in table 1).

Abdomen: Relatively wide; widest at segment IV. The preserved sternites bear a shallow median carina. All segments, except IV and VII – VIII (II not preserved), slightly wider than long. Sternite-parasternite suture protruding laterally. Suture of segment II ventrally folded. Tergites V to VII as wide as paratergites (visible those only in macropterous morph), and longer than wide. Female gonapophyses of VIII segment short, stout and blunt. Proctiger rounded.

Discussion. – The presence of ocelli is plesiomorphic for Hydrometridae. The overall body shape, as well as the head and eyes, allies it to extant genera *Hydrometra* and *Bacillometra* (Hydrometrinae), as well as to the recently described fossil genus *Cretaceometra*. Also the antennomere ratio (first shorter than second, and second shorter than third), allies it to the subfamily Hydrometrinae. The tetramerous antennae distinguishes it from the subfamily Limnobatodinae.

The pronotum is as long as the anteocular portion in the macropterous morph, so it is probable that this is shorter in micropterous or apterous morph; this would be another shared apomorphy with Hydrometrinae, as well as the long and slender thorax. The shape of the abdominal sternites that are wider than long has to be regarded as a primitive (plesiomorphic) character state of the abdomen, while the circumstance that the abdominal tergites are as wide as the paratergites is a derived (apomorphic) character state.

This new genus seems to be unrelated to the subfamily Heterocleptinae and the group *Dolichocephalometra–Trichometra–Chaetometra*, and could belong to the subfamily Hydrometrinae in a basal position.

I concur with the hypothesis of Nel & Popov (2000) who suggested that the Hydrometridae already originated before the Upper Jurassic, because of the already highly specialised morphology despite the antiquity of these fossils.

The relationship between *Cretaceometra*, Nel & Popov, and *Incertametra* n. gen.: The recent description of the hydrometrid fossil species *Cretaceometra brasiliensis* Nel & Popov, 2000 from the same formation makes the comparison of both taxa very interesting, and provides new insights into the early evolution of this family.

The new genus differs from *Cretaceometra* in the following characters: Head shape, i.e. the postocular portion of the head of *Incertametra,* is trapezoidal (apomorphic); rounded eyes (apomorphic); lack of any groove in the interoculus; presence of ocelli (plesiomorphic); extreme difference in length of the third antennomere (apomorphic); diverging pronotal sides (only in macropterous); ratio between second and third tarsi in all legs (apomorphic).

The remaining described characters for *Cretaceometra* (polarity provided by Nel & Popov, 2000 and numbered from 1 to 46) are either identical or at least rather similar to those of *Incertametra.*

The ratio between distances of coxae (character 26 in Nel & Popov, 2000), is the same in both genera, but I consider that the distance between the fore and mid coxae is longer than that of the mid and hind coxae. The character 13 in Nel & Popov, 2000 ("ventral lobe of head visible as long as anteclypeus"), is somewhat unclear. I interpret it as the gular lobe (Polhemus & Lansbury, 1997; Perez Goodwyn, 2001). In *Incertametra* n. gen. it is larger than *Cretaceometra.*

The relationship of the new genus with *Cretaceometra* is still uncertain but both genera share some putative synapomorphies with each other (slender body and head, first antennomere shorter than second, third antennomere the longest, head longer than thorax, abdominal tergites longer than wide) and some others with Hydrometrinae (widened postocular portion of head, eyes rounded, second and third mid leg tarsomeres of unequal length). Consequently, both genera could have a common (basal) position within the latter subfamily.

3. Acknowledgements

I am indebted to Dr G. Bechly (SMNS, Stuttgart) who drew my attention to this fossil material, provided specimens on loan for my study, and also provided all photos. I thank him and Dr G. Bloos (SMNS, Stuttgart) for carefully proof reading this manuscript. I am grateful that this work was made possible by a DAAD short term research fellowship.

4. References

Andersen, N. M. (1977): A new and primitive genus and species of Hydrometridae (Hemiptera, Gerromorpha) with a cladistic analysis of relationships within the family. – Ent. Scand., **8**: 301–316; Stenstrup/Denmark.

– (1982): A fossil water measurer (Insecta, Hemiptera, Hydrometridae) from the Paleocene/Eocene of Denmark and its phylogenetic relationships. – Bull. geol. Soc. Denmark, **30**: 91–96; Copenhagen. – [1982a]

– (1982): The semiaquatic bugs (Hemiptera: Gerromorpha): Phylogeny, adaptations, biogeography and classification. – Entomonograph, **3**: 455 pp.; Leiden/Netherlands. – [1982b]

Bechly, G. (1998): New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-east Brazil (Insecta: Odonata). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **264**: 1–66; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): Santana – Die Schatzkammer fossiler Insekten aus der Unterkreide Brasiliens. – Fossilien, **2/98**: 95–99; Korb. – [1998b]

– (1998): Santana – Forschungsgeschichte und Fauna. – Fossilien, **3**/98: 148–156; Korb. – [1998c]

Grimaldi, D. A. (ed.) (1990): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 1–191; New York.

– (1991): The Santana Formation insects. – *In*: Maisey, J. G. (ed.): Santana fossils: an illustrated atlas: 379–406 ; Neptune City (T.H.F. Publications).

Martill, D. M., Brito, P. M., Wenz, S. & Wilby, P. R. (1993): Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. – *In*: Jarzembowski, E. A. (ed.): Palaeontological Association Field Guides to Fossils Series, **5**. 159 pp.; London (The Palaeontological Association).

Nel, A. & Paicheler, J. C. (1993): Les heteroptera aquatiques fossils, état actuel des connaissances (Heteroptera: Nepomorpha et Gerromorpha). – Ent. Gallica, **4**: 79–89; Avon.

Nel, A. & Popov, Y. A. (2000): The oldest known fossil Hydrometridae from the Lower Cretaceous of Brazil (Heteroptera: Gerromorpha). – J. nat. Hist., **34**: 2315–2322; London/UK.

Polhemus, J. T. & Lansbury, I. (1997): Revision of the genus *Hydrometra* Latreille in Australia, Melanesia, and Southwest Pacific (Heteroptera: Hydrometridae). – Bishop Mus. Occ. Papers, **47**: 1–67; Hawaii/USA.

Perez Goodwyn, P. J. (2001): A new *Hydrometra* species from Argentina (Heteroptera: Hydrometridae). – Florida Ent., **84**/1: 127–130; Florida/USA.

Popov, Y. A. (1996): Water measurers from the Baltic amber (Heteroptera: Gerromorpha, Hydrometridae). – Mitt. geol.-paläontol. Inst. Univ. Hamburg, **79**: 211–221; Hamburg.

Author's address:

Dr P. J. Perez Goodwyn, Max-Planck-Institut für Entwicklungsbiologie, Spemannstr. 35, D-72076 Tübingen, Germany.
E-mail: pablo.goodwyn@tuebingen.mpg.de or goodwyn@way.com.ar
Please send correspondence to:
Dr. G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany
Email: bechly.smns@naturkundemuseum-bw.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 317	8 pp., 2 figs.	Stuttgart, 28. 3. 2002

A new genus of kalligrammatid lacewings from the Middle Jurassic of China (Neuroptera: Kalligrammatidae)

By Dong Ren, Beijing/China and John D. Oswald,
College Station/Texas, USA

With 2 Figures

Abstract

Kallihemerobius pleioneurus n. g. n. sp. is described and illustrated from the Jurassic Jiulongshan Formation of eastern Inner Mongolia, China. *Kallihemerobius* is noteworthy for the pectinate anterior radial trace of its forewing. Although this trait is generally regarded as characteristic of the neuropteran family Hemerobiidae, the new genus is assigned to the family Kalligrammatidae on the basis of other forewing traits.

Zusammenfassung

Aus der Jiulongshan-Formation (Jura) der östlichen Inneren Mongolei, China, wird *Kallihemerobius pleioneurus* n. g. n. sp. beschrieben und abgebildet. *Kallihemerobius* ist bemerkenswert wegen der pectinaten (kammförmigen) Verzweigung des Radius anterior auf dem Vorderflügel. Obwohl dieses Merkmal gewöhnlich als bezeichnend für die Neuropteren-Familie Hemerobiidae betrachtet wird, wird die neue Gattung der Familie Kalligrammatidae aufgrund anderer Merkmale des Vorderflügels zugeordnet.

Introduction

The family Kalligrammatidae comprises a group of rather large neuropterans currently described only from Jurassic-age compression fossils. To date, eight genera (*Angarogramma* Ponomarenko; *Kalligramma* Walther; *Kalligrammina* Panfilov in Dolin et al.; *Kalligrammula* Handlirsch; *Lithogramma* Panfilov; *Meioneurites* Handlirsch; *Palparites* Handlirsch; *Sophogramma* Ren & Guo) and 18 species have been described from a variety of sites in Europe [Germany] and Asia [Kazakhstan, Mongolia, Russia, China] (Carpenter 1992; Handlirsch 1906–08, 1919; Lambkin 1994; Martynova 1947, 1962; Panfilov 1968, 1980; Ponomarenko 1984, 1992; Ren & Guo 1996; Walther 1904). An undescribed

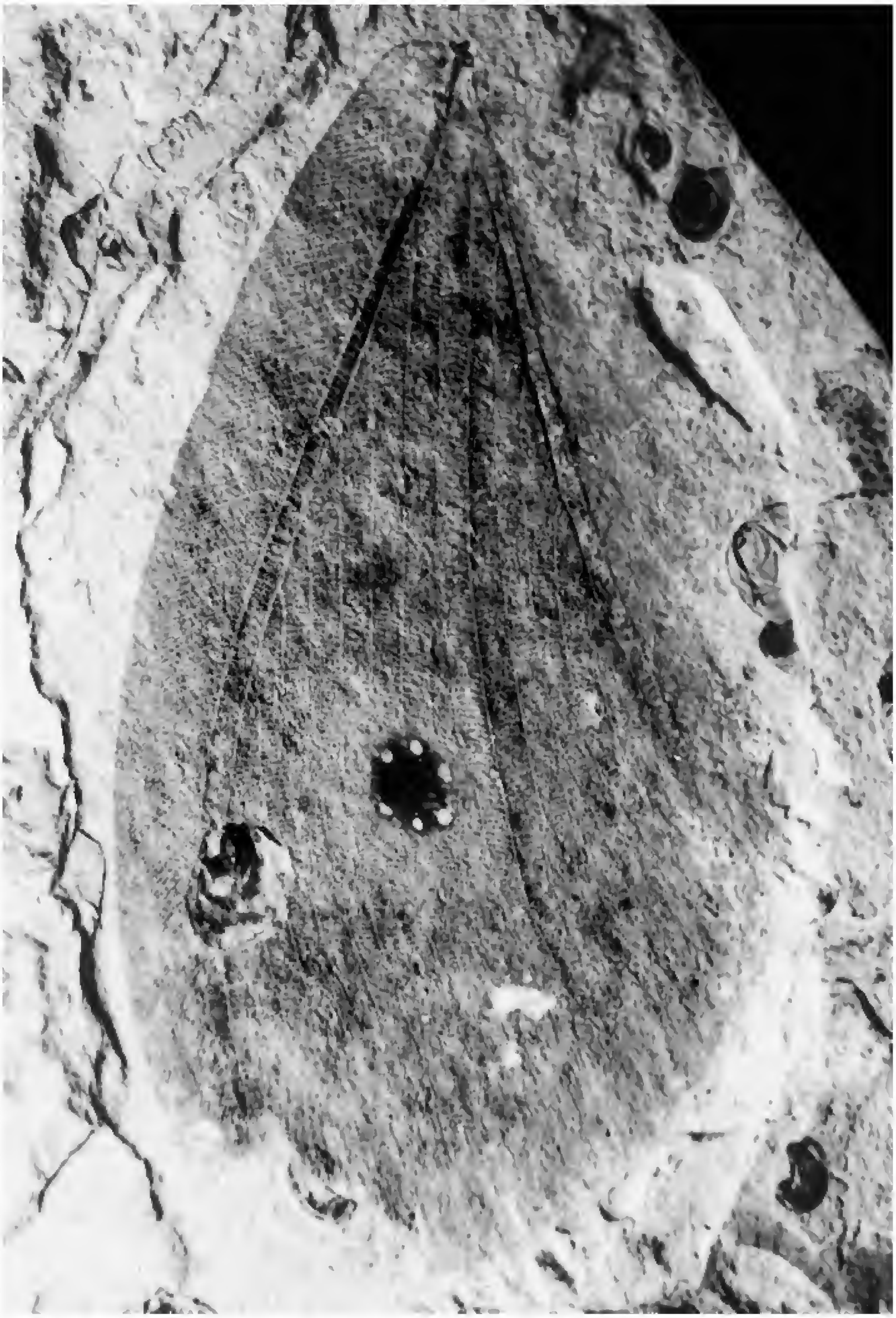


Fig. 1. *Kallihemerobius pleioneurus* n. g. n. sp., holotype (NGMC no. NN99010), photograph. Same scale as Fig. 2.

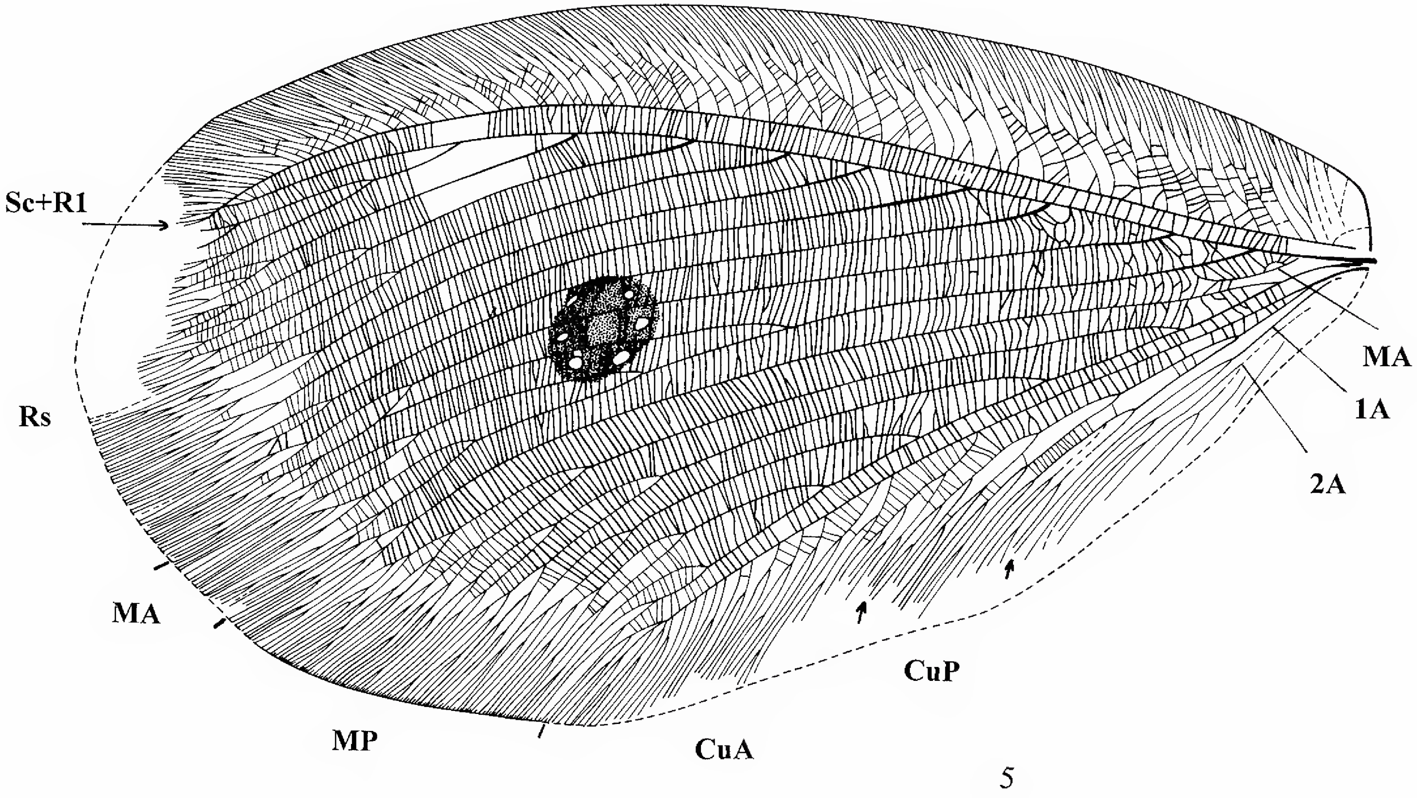


Fig. 2. *Kallihemerobius pleioneurus* n. g. n. sp., holotype (NGMC no. NN99010), line drawing (the absence of crossveins in the subcostal and radial spaces directly below the "pterostigmal" region is due to occluding debris and is artifactual). Scale 5 mm.

kalligrammatid-like specimen has also recently been figured by BECHLY (1998: 98) and BECHLY et al. (2001: 53, fig. 43) from the Lower Cretaceous of Brazil. If confirmed as a kalligrammatid this specimen would significantly extend both the geographic and temporal ranges of the family. No kalligrammatids are currently known from North America, Africa or Australia.

The present paper describes and discusses a distinctive new kalligrammatid species from the Middle Jurassic Jiulongshan Formation, a lacustrine sedimentary sequence with outcrops in northeastern China (REN et al. 1995). The paleoenvironment reconstructed for this formation is that of a volcanic region cut by mountain streams (REN & LU 1996). Jiulongshan strata have yielded a diverse arthropod fauna that includes insects belonging to the orders Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Blattodea, Orthoptera, Heteroptera, Homoptera, Neuroptera, Mecoptera, Hymenoptera and Diptera (HONG 1983; REN 1993, 1996) and freshwater conchostracans (ZHANG & SHEN 1987). These fossils, and other data, have been used to estimate the age of the Jiulongshan Formation as Late Aalenian or Early Bajocian, early Middle Jurassic (WANG 2000). The lacewing fossil described below was collected by one of the authors (D. REN) from a section of the Jiulongshan Formation composed of gray tuffaceous sandstone and sandy mudstone that is exposed in the village of Daohugou, Inner Mongolia, China.

Material and Methods

Material: This study is based on a single specimen contained in the collection of the National Geological Museum of China (NGMC).

Illustrations: The line drawing was prepared with the aid of a camera lucida attached to a Wild M5 dissecting microscope.

Terminology: Venational terminology follows OSWALD (1993a).

Systematic paleontology

Order Neuroptera LINNAEUS, 1758
Family Kalligrammatidae HANDLIRSCH, 1906

Genus *Kallihemerobius* n. g.

Type species: *Kallihemerobius pleioneurus* n. sp.

Derivation of name: Kalli- (from Greek *kállos*, beauty) + -hemerobius (from *Hemerobius*, type genus of the neuropteran family Hemerobiidae); gender: masculine.

Included species: (1) *Kallihemerobius pleioneurus* n. sp.: Middle Jurassic Jiulongshan Formation of Inner Mongolia, China.

Diagnosis. – *Kallihemerobius* can be distinguished by the pectinately branched anterior radial trace of the forewing, a trait not known in any other taxon currently assigned to the family Kalligrammatidae.

Description. – As for *Kallihemerobius pleioneurus* n. sp. (see below).

Kallihemerobius pleioneurus n. sp.
Figs 1–2

Holotype: a nearly complete left forewing (forewing inferred from broad costal area) exposed in dorsal view, parts of apical and cubitoanal margins missing or obscured. Sex unknown. NGMC no. NN99010.

Type locality: China, Inner Mongolia, Ningcheng county, Shantou township, Daohugou village.

Type horizon: Jiulongshan Formation, early Middle Jurassic (late Aalenian – early Bajocian stages).

Derivation of name: pleio- (from Greek *pleíon*, more) + -neurus (from Gr. *neuron*, nerve), in reference to the dense crossvenation of the holotype.

Diagnosis. – As for *Kallihemerobius* n. g. (see above).

Description. – Forewing (Figs. 1–2): shape obovate, margin apparently continuously convex, though some marginal regions missing (apex) or obscured (cubitoanal margin); length ca. 50 mm, maximum width ca. 29 mm; crossveins very numerous and dense over most of wing, but largely absent adjacent to wing margin; nygmata not discernable; a conspicuous dark oval macula with an internal ring of six small pale spots present in center of wing disc; trichosors present, distinct along margin of MP space (probably more generally distributed around at least distal parts of wing margin, but undetectable due to poor preservation of much of this margin); costal space very wide (in basal half of wing >4 times width of subcostal space), with numerous forked subcostal veinlets, many of which are linked by multiple crossveins; differentiated pterostigmal region apparently absent; humeral area of costal space poorly preserved, presence or absence of recurrent humeral veinlet unclear; subcostal space densely crossvenate; R1 fused with Sc distally; Sc+R1 probably terminating on margin near wing apex (exact position uncertain because wing apex is lacking); Rs almost completely incorporated into R1, resulting in a condition in which anterior radial trace is linear and pectinately branched on posterior side (similar to the condition found in many hemerobiids); anterior radial trace with 10 oblique branches proximal to its fusion with Sc; basalmost branch of anterior radial trace (interpreted here as MA) a short arched vein fused distally with stem of second branch of anterior radial trace (see Discussion below), the latter branched near middle of wing and possibly marking divergence of MA from R; posterior MP trace linear and pectinately branched on anterior side, with six primary, mostly long-stemmed MP branches occupying a broad area of posterior remigium; anterior CuA trace linear, simple at base, pectinate on posterior side more distally, paralleling posterior MP trace nearly to wing margin; CuP dichotomously branched; 1A and 2A long and dichotomously branched; 3A obscure.

Discussion

Based on the intraspecific variation frequently observed in the venation of extant neuropterans, we suspect that the short, arched condition of the vein interpreted here as the base of the MA represents individual variation in the holotype of *K. pleioneurus*. The "normal" MA state for this species would probably be a condition in which it was not fused with the basal branch of the anterior radial trace.

The most striking venational trait of *Kallihemerobius* is its pectinately branched anterior radial trace. Pectinate branches such as these are often referred to descriptively in the Neuroptera as multiple "radial sectors". This condition is unknown in other kalligrammatids, and only rarely encountered in other neuropteran groups – most notably in the family Hemerobiidae, where it is almost universal (Oswald 1993a). Close examination of the holotype reveals no evidence that this condition in

K. pleioneurus is a preservational artifact. It appears, rather, to represent a true reassociation of the branches of the typically pectinate neuropteran Rs with the anterior radial trace.

The presence of this condition in *K. pleioneurus* suggests a possible phylogenetic association with the family Hemerobiidae. Although such an association cannot be entirely ruled out, it seems unlikely. Recent phylogenetic work on extant hemerobiids by OSWALD (1993a, 1993b, 1994) supports the hypothesis that high "Rs" numbers are derived within this family, with multiple lineages independently trending toward the development of higher "Rs" numbers. If *Kallihemerobius* was a hemerobiid, its high "Rs" number (10) would place it in a very derived position within the Hemerobiidae – a situation that is difficult to reconcile with its numerous apparent similarities with the family Kalligrammatidae (see below). Unfortunately, other putative synapomorphies of the basal lineages of extant hemerobiids are not useful for interpreting the phylogenetic affinities of *Kallihemerobius* because none pertain to features of the forewing.

We here place *Kallihemerobius* in the Kalligrammatidae based on the following suite of characters (primarily from MARTYNOVA [1962] and CARPENTER [1992]), which it shares with most other kalligrammatid genera: (1) posterior MP trace pectinate on anterior side, (2) crossveins extremely numerous and dense over entire wing except for immediately adjacent to wing margins, (3) at least one prominent macula or eye-spot present on the remigium, typically located near the center of the wing, (4) MA branched in distal portion of wing only, i.e., with a long simple stem, (5) Sc and R1 fused distally, (6) costal area broad, (7) wing size large. This assignment, however, must be regarded as tentative because synapomorphies rigorously demonstrating the monophyly of the Kalligrammatidae have yet to be identified.

In assigning *Kallihemerobius* to the Kalligrammatidae, we interpret its strongly pectinate anterior radial trace to be a convergent similarity with the Hemerobiidae. Unlike the situation in the Hemerobiidae, however, no kalligrammatid taxa are presently known that exhibit "Rs" counts intermediate between the high number seen in *Kallihemerobius* and the single Rs present in other known kalligrammatid genera. It will be interesting to see if future kalligrammatid discoveries bridge this character state gap.

Acknowledgements

This project received financial support from the National Natural Science Foundation of China (39870093, 30025006, 49972001), the Young Scientist Program of the Ministry of Land and Resources of the People's Republic of China (9801) and the Beijing Natural Science Foundation (5002013).

References

BECHLY, G. (1998): Santana – Die Schatzkammer fossiler Insekten aus der Unterkreide Brasiliens. – Fossilien, **1998/2**: 95–99; Korb.

BECHLY, G., HAAS, F., SCHAWALLER, W., SCHMALFUSS, H. & SCHMID, U. (2001): Ur-Geziefer – Die faszinierende Evolution der Insekten. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **49**: 96 pp.; Stuttgart.

CARPENTER, F. M. (1992): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R. Arthropoda 4. Vols. **3** and **4**: Superclass Hexapoda. **3**: xxi + 1–277, **4**: ii + 279–655; Lawrence/Kansas (Geological Society of America and University of Kansas). – [Neuropterida parts: **4**: 338–356]

HANDLIRSCH, A. 1906–1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. 1430 pp.; Leipzig (W. Engelmann).

– (1919): Eine neue Kalligrammide (Neuroptera) aus dem Solnhofener Plattenkalke. – Senckenbergiana, **1**: 61–63; Frankfurt a.M.

HONG, Y. (1983): Middle Jurassic fossil insects in North China. 223 pp.; Beijing (Geological Publishing House). – [Chinese with English abstract]

LAMBKIN, K. J. (1994): *Palparites deichmuelleri* HANDLIRSCH from the Tithonian Solnhofen Plattenkalk belongs to the Kalligrammatidae (Insecta: Neuroptera). – Paläontologische Zeitschrift, **68**: 163–166; Stuttgart.

MARTYNOVA, O. M. (1947): Kalligrammatidae (Setchatokrylye) iz yurskikh slantsev Kara-Tau (Kazakhskaya SSR) [=Kalligrammatidae (Neuroptera) from Jurassic shales of Kara-Tau (Kazakh SSR)]. – Doklady Akademii nauk SSSR (N.S.), **58**: 2055–2068; Moskva. – [Russian]

– (1962): Nadotryad Neuropteroidea. – *In*: ROHDENDORF, B. B. (Ed.): Osnovy Paleontologii, Vol. 9; Moskva (Akademiia Nauk SSSR). – [Russian] – [English translation: MARTYNOVA, O. M. (1991): Superorder Neuropteroidea. – *In*: DAVIS, D. R. (Ed.): Fundamentals of Paleontology, Vol. **9**. Arthropoda, Tracheata, Chelicerata. Pp. 383–404; Washington, D.C. (Smithsonian Institution Libraries and The National Science Foundation).]

OSWALD, J. D. (1993): Revision and cladistic analysis of the world genera of the family Hemerobiidae (Insecta: Neuroptera). – Journal of the New York Entomological Society, **101**: 143–299; New York. – [1993a]

– (1993): A new genus and species of brown lacewing from Venezuela (Neuroptera: Hemerobiidae), with comments on the evolution of the hemerobiid forewing radial vein. – Systematic Entomology, **18**: 363–370; Oxford. – [1993b]

– (1994): A new phylogenetically basal subfamily of brown lacewings from Chile (Neuroptera: Hemerobiidae). – Entomologica Scandinavica, **25**: 295–302; Copenhagen.

PANFILOV, D. V. 1968. Kalligrammatidy (Neuroptera, Kalligrammatidae) iz yurskikh otlozhenii Karatau [=Kalligrammatids (Neuroptera, Kalligrammatidae) from the Jurassic deposits of Karatau]. – *In*: ROHDENDORF, B. B. (Ed.): Yurskie nasekomye Karatau [=Jurassic insects of Karatau]. – Otdelenie Obshchej Biologii: 166–174; Moskva (Akademiya Nauk SSSR). – [Russian]

– (1980): Novye predstaviteli setcharokrylykh (Neuroptera) iz yury Karatau [=New representatives of lacewings (Neuroptera) from the Jurassic of Karatau]. – *In*: DOLIN, V. G., PANFILOV, D. V., PONOMARENKO, A. G. & PRITYKINA, L. N.: Iskopaemye nasekomye mezozoya [=Fossil insects of the Mesozoic]. Naukova Dumka: 82–111; Kiev (Akademiya Nauk Ukrainskoj SSR, Institut Zoologii). – [Russian]

PONOMARENKO, A. G. 1984. Neuroptera from the Jurassic in eastern Asia. Paleontologicheskii Zhurnal, **1984/3**: 64–73; Moskva. – [Russian] – [English translation (1985): Paleontological Journal, **18/3**: 59–69; New York.]

– (1992): Setchatokrylyye (Insecta, Neuroptera) iz nizhnego mela Zabaykal'ya [=Neuroptera (Insecta) from the Lower Cretaceous of Transbaykalia]. – Paleontologicheskii Zhurnal, **1992/3**: 43–50; Moskva. – [Russian] – [English translation: 1992, Paleontological Journal, **26/3**: 56–66; New York.]

REN, D. 1993. Discovery of fossil bittacids in China. – Acta Geologica Sinica, **7**: 219–224; Beijing.

– (1996): On the new fossil genera and species of Neuroptera from Late Jurassic of Northeast China. – Acta Zootaxonomica Sinica, **21**: 461–480; Beijing.

REN, D. & GUO, Z. (1996): On the new fossil genera and species of Neuroptera (Insecta) from the Late Jurassic of northeast China. – Acta Zootaxonomica Sinica, **21**: 461–480; Beijing.

REN, D. & LU, L. (1996): Late Mesozoic fauna assemblages of Yanliao area, North China, and its paleoecological and paleogeographical significance. – Acta Geoscientia Sinica, **17** (Suppl.): 148–154; Beijing. – [Chinese with English abstract]

REN, D., LU, L. & GUO, Z. (1995): Faunae and stratigraphy of Jurassic-Cretaceous in Beijing and the adjacent areas. 222 pp.; Beijing (Seismic Publishing House). – [Chinese with English abstract]

WANG, S. (2000): The Stratigraphical Monographies of China: Jurassic. 154 pp; Beijing (Geological Publishing House). – [Chinese]

WALTHER, J. (1904): Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke. – Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena, **11**: 133–214; Jena.

Zhang, W. & Shen, Y. (1987): Discovery of Jurassic conchostracans with well-preserved soft parts and notes on its biological significance. – Acta Palaeontologica Sinica, **26**: 127–145; Beijing.

Addresses of the authors:

D. Ren, Department of Biology, Capital Normal University, Beijing 100037, China.
Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Science, Nanjing 210008, China.
E-mail: sarahshi@public.east.net.cn

J. D. Oswald, Department of Entomology; Texas A&M University; College Station, TX 77843-2475, USA
E-mail: j-oswald@tamu.edu

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 318	30 S., 10 Abb.	Stuttgart, 30. 4. 2002

Stratigraphie und Taphonomie wirbeltierreicher Schichten im Unterkeuper (Mitteltrias) von Vellberg (SW-Deutschland)

Stratigraphy and taphonomy of vertebrate-bearing beds in the Lower Keuper (Middle Triassic) of Vellberg (SW Germany)

Von Rainer R. Schoch, Stuttgart und Berlin

Mit 10 Abbildungen

Abstract

The rich vertebrate deposits of the Lower Keuper section near Vellberg are studied. The succession of strata, lithology, and taphonomy are analyzed in detail. The study is focussed on the boundary interval between the Untere Graue Mergel and the Anoplophora-Dolomite, comprising a 30 cm thick section. Seven well-defined beds are distinguished, which differ in lithology, thickness, and fossil content.

The studied section yields the following vertebrate taxa: one dental morphotype of shark (*Acrodus*), at least two distinct actinopterygians, one dipnoan, the plagiosaurid amphibians *Gerrothorax* and *Plagiosuchus*, the capitosaurs *Mastodonsaurus* and *Kupferzellia*, and each one new trematosaurid and almasaurid. At least one sauropterygian, *Nothosaurus*, is present in some layers, and among archosaurs there are frequent remains of a large rauisuchian (*Batrachotomus*), and an additional smaller crocodylomorph of still uncertain affinities. Small vertebral centra similar to those of choristoderes occur regularly. Cynodonts are represented by rare teeth of gomphodont type, while frequent tricuspid tooth crowns resemble most closely those of *Tanystropheus*.

The vertebrate-bearing horizons fall into three different types of Fossillagerstätten: (1) autochthonous or parautochthonous deposits, in which partially dissolved skeletons occur, (2) allochthonous deposits formed by transported isolated bones, and (3) vertebrate sands (bonebeds in the strict sense), which demonstrate a certain degree of reworking and condensation. All three types of deposits may yield prefossilized or early phosphatized bones and coprolites, which are most frequent in the bonebeds.

The listed vertebrates differ considerably in their occurrence and frequency. In the lower part of the section remains of nothosaurids and plagiosaurids are frequent, while archosaur bones and reptile teeth suggest transport over longer distances. The middle part of the section yields mainly amphibians and may also contain articulated rauisuchians and nothosaurids. The upper part of the section starts with traces of extensive reworking (bonebed), followed by rapidly deposited claystones and carbonates. The claystones yield a rich amphibian and reptile fauna, while marly intercalations in dolomites gave locally concentrated skeletons of mastodonsaurids and rauisuchians.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Auswertung von Grabungsbefunden, die in wirbeltierreichen Horizonten des Unterkeupers bei Vellberg gewonnen wurden. Feinstratigraphie, Lithologie und Taphonomie einer etwa 30 cm mächtigen Folge wurden untersucht. Das Gesteinspaket befindet sich im Übergangsbereich zwischen den Unteren Grauen Mergeln und den Anoplophora-Dolomiten. Die lithologisch heterogene Folge gliedert sich in sieben Schichten, die sich deutlich in ihrer Mächtigkeit, dem Karbonatgehalt und der Fossilführung unterscheiden.

In dem untersuchten Schichtpaket treten folgende Vertebraten auf: ein Elasmobranchier (*Acrodus*), mindestens zwei bestimmbare Actinopterygier, ein Dipnoer, unter den Amphibien die Plagiosaurier *Gerrothorax* und *Plagiosuchus*, die Capitosaurier *Mastodonsaurus* und *Kupferzellia*, sowie ein jeweils noch unbeschriebener Trematosauride und Almasauride, unter den Sauropterygiern ein mittelgroßer Nothosauride (*Nothosaurus* sp.), unter den Archosauriern der Rauisuchier *Batrachotomus* und ein kleiner, noch unbeschriebener Crocodylotarse mit charakteristischen Wirbeln und Osteodermen. Untergeordnet treten Wirbel kleiner Diapsiden auf, die solchen von Choristoderen ähneln, sowie Zahn-Morphotypen von bislang nicht eindeutig zuordenbaren Amnioten, darunter dreispitzige Zahnkronen, die dem juvenilen *Tansytropheus* ähneln sowie ein gomphodonter Zahntyp eines nicht näher bestimmten Cynodontiers.

Die wirbeltierreichen Lagen gliedern sich in drei Lagerstättentypen: (1) autochthone oder parautochthone Lager, in denen selten artikulierte Skelette und häufiger aufgelöste Skelettreste vorkommen, (2) allochthone Lager, in denen ausschließlich einzelne Knochen vorkommen, die Transportmarken aufweisen und (3) Vertebratensande (Bonebeds im strengen Sinne), die ein gewisses Maß an Aufarbeitung und Kondensation voraussetzen. In allen drei Lagerstätten können früh phosphatisierte bzw. präfossilisierte Knochen und Koprolithen auftreten, diese sind allerdings in den Bonebeds am häufigsten und dort vorherrschend.

Die aufgeführten Wirbeltiere unterscheiden sich deutlich in ihrem Vorkommen und der relativen Fundhäufigkeit. Im unteren Abschnitt des Profils (grüne Tonsteine und Mergel mit Karbonaten) häufen sich Reste von Nothosauriden und Plagiosauriden; Knochen von Archosauriern und dreispitzige Zähne sind selten und müssen einen längeren Transportweg hinter sich haben. Im mittleren Abschnitt des Profils (braune Mergel) dominieren stereospondyle Amphibien, viel seltener treten Rauisuchier und Nothosauriden auf. Skelettreste und Schädel sind regelmäßig anzutreffen und bezeugen ruhige Ablagerung. Der obere Abschnitt des Profils belegt eine Aufarbeitungsperiode (Bonebed), der eine relativ rasche Ablagerung grauer Tonsteine, Mergel und Karbonate folgte. Die grauen Tonsteine bergen eine reiche Amphibien- und Reptilfauna, während in den Dolomitzwischenlagen selten Skelettreste von Mastodonsauriden und Rauisuchiern gefunden wurden.

Inhalt

1. Einleitung 3
2. Schichtenfolge 4
3. Schichtbeschreibung 7
  3.1. Dunkelgraue Tonsteine 7
  3.2. Grüne Tonsteine 7
  3.3. Gelbe Dolomite und Schillkalke 7
  3.4. Gelbgrüne Mergel und Schillkalke 9
  3.5. Braune Mergel 9
  3.6. Graue Tonsteine 10
  3.7. Gelbe bioklastische Dolomite 10
4. Fossilinhalt 11
  4.1. Invertebraten 11
  4.2. Chondrichthyer 12
  4.3. Actinopterygier 12
  4.4. Dipnoer 12

4.5. Amphibien 14
4.6. Archosaurier 17
4.7. Sauropterygier 18
4.8. ? Choristoderen 18
4.9. Reptilzähne 18
5. Diskussion 21
5.1. Bonebeds 21
5.2. Autochthone Wirbeltierlagerstätten 22
5.3. Allochthone Wirbeltierlagerstätten 25
6. Dank 28
7. Literatur 28

1. Einleitung

Seit fast zwei Jahrhunderten sind die reichen Wirbeltierfundstellen des Unterkeupers (früher Lettenkeuper oder Lettenkohle, jetzt Erfurt-Formation) bekannt. Mit JAEGER's (1824) erster Notiz über die Entdeckung des Riesenamphibs *Mastodonsaurus* begann die wissenschaftliche Erforschung der Fossilien, die bis in die jüngste Zeit andauert und die nach der Entdeckung zahlreicher neuer Arten gegenwärtig in eine neue Phase tritt (WILD 1980; SCHOCH 1997, 1999, 2000, 2002; SCHOCH & WILD 1999).

Nachdem die ersten monographischen Bearbeitungen der spektakulärsten Funde erfolgt waren (MEYER & PLIENINGER 1844; FRAAS 1889; HUENE 1922; SCHMIDT 1931), stellte sich eine lange Ruhephase ein, die erst durch die Entdeckung neuer, sehr fundreicher Lokalitäten in den siebziger Jahren des zwanzigsten Jahrhunderts beendet wurde. Besondere Aufmerksamkeit erregte eine Notgrabung am damaligen Autobahneinschnitt Kupferzell-Bauersbach, bei der vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart in Zusammenarbeit mit den Hobbypaläontologen J. G. WEGELE, M. TÖPFER und R. MUNDLOS eine große Anzahl hervorragend erhaltener Wirbeltierreste geborgen wurde (WILD 1980; MUNDLOS & WEGELE 1978; URLICHS 1982). Darunter befinden sich Schädelreste des Lungenfisches *Ptychoceratodus*, zahlreiche hervorragend erhaltene Schädel und Skelettreste der Amphibien *Mastodonsaurus* und *Gerrothorax*, mehrere disartikulierte Skelettreste des Archosauriers *Batrachotomus*, sowie verschiedene neue Arten aus diversen Gruppen, so etwa der Capitosaurier *Kupferzellia*, ein neuer Trematosauride, ein Chroniosuchier sowie Zähne von verschiedenen Therapsiden (SCHULTZE 1981; SCHOCH 1997, 1999, 2000; SCHOCH & WERNEBURG 1998; SCHOCH & WILD 1999; GOWER 1999). Etwa gleichzeitig mit Kupferzell-Bauersbach wurden weitere Fossilfundpunkte entdeckt, so etwa am Autobahneinschnitt Ilshofen, in einem Baugebiet in Michelbach an der Bilz, sowie in den Steinbrüchen bei Vellberg (URLICHS 1982; HAGDORN 1980; WARREN 1996). Dabei konnten von verschiedener Seite zahlreiche zusätzliche, die Kupferzeller Funde ergänzende Befunde aufgenommen werden.

Der Steinbruch SCHUMANN bei Vellberg stellt neben Kupferzell-Bauersbach die reichste Wirbeltierfundstelle im Unterkeuper dar. Lithologie und Taphonomie dieser Lagerstätte unterscheiden sich deutlich von der Situation in Kupferzell-Bauersbach und werden deswegen hier ausführlich behandelt. Die vorliegende Untersuchung bildet den Auftakt des DFG-Projektes „Lettenkeuper-Tetrapoden“ (WI 1856).

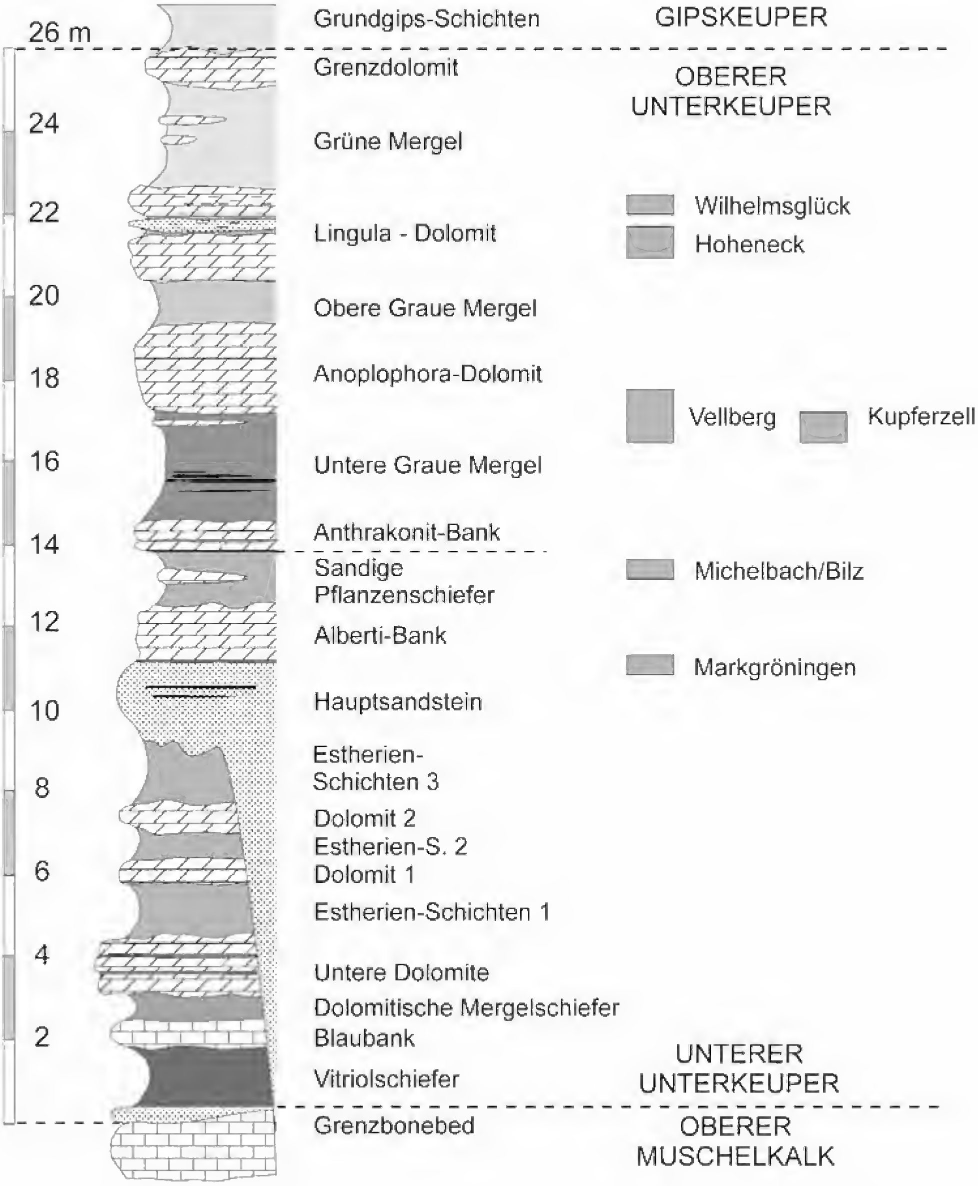

26 m
24
22
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
Grundgips-Schichten
Grenzdolomit
Grüne Mergel
Lingula - Dolomit
Obere Graue Mergel
Anoplophora-Dolomit
Untere Graue Mergel
Anthrakonit-Bank
Sandige Pflanzenschiefer
Alberti-Bank
Hauptsandstein
Estherien-Schichten 3
Dolomit 2
Estherien-S. 2
Dolomit 1
Estherien-Schichten 1
Untere Dolomite
Dolomitische Mergelschiefer
Blaubank
Vitriolschiefer
Grenzbonebed
GIPSKEUPER
OBERER UNTERKEUPER
Wilhelmsglück
Hoheneck
Vellberg
Kupferzell
Michelbach/Bilz
Markgröningen
UNTERER UNTERKEUPER
OBERER MUSCHELKALK

Abb. 1. Gesamtprofil des Unterkeupers bei Vellberg. Der ergrabene und in der vorliegenden Arbeit untersuchte Bereich ist grau markiert. Die stratigraphische Position anderer bekannter Wirbeltierlagerstätten ist eingetragen.

2. Schichtenfolge

Der Steinbruch Schumann erschließt das gesamte Profil des Unterkeupers an seiner gegenwärtigen Ostflanke (Abb. 1). Es ist kürzlich von Brunner (1995) im Rahmen einer tektonischen Untersuchung beschrieben worden. Die vorliegende Studie beschränkt sich auf den Top der Unteren Grauen Mergel und die unterste

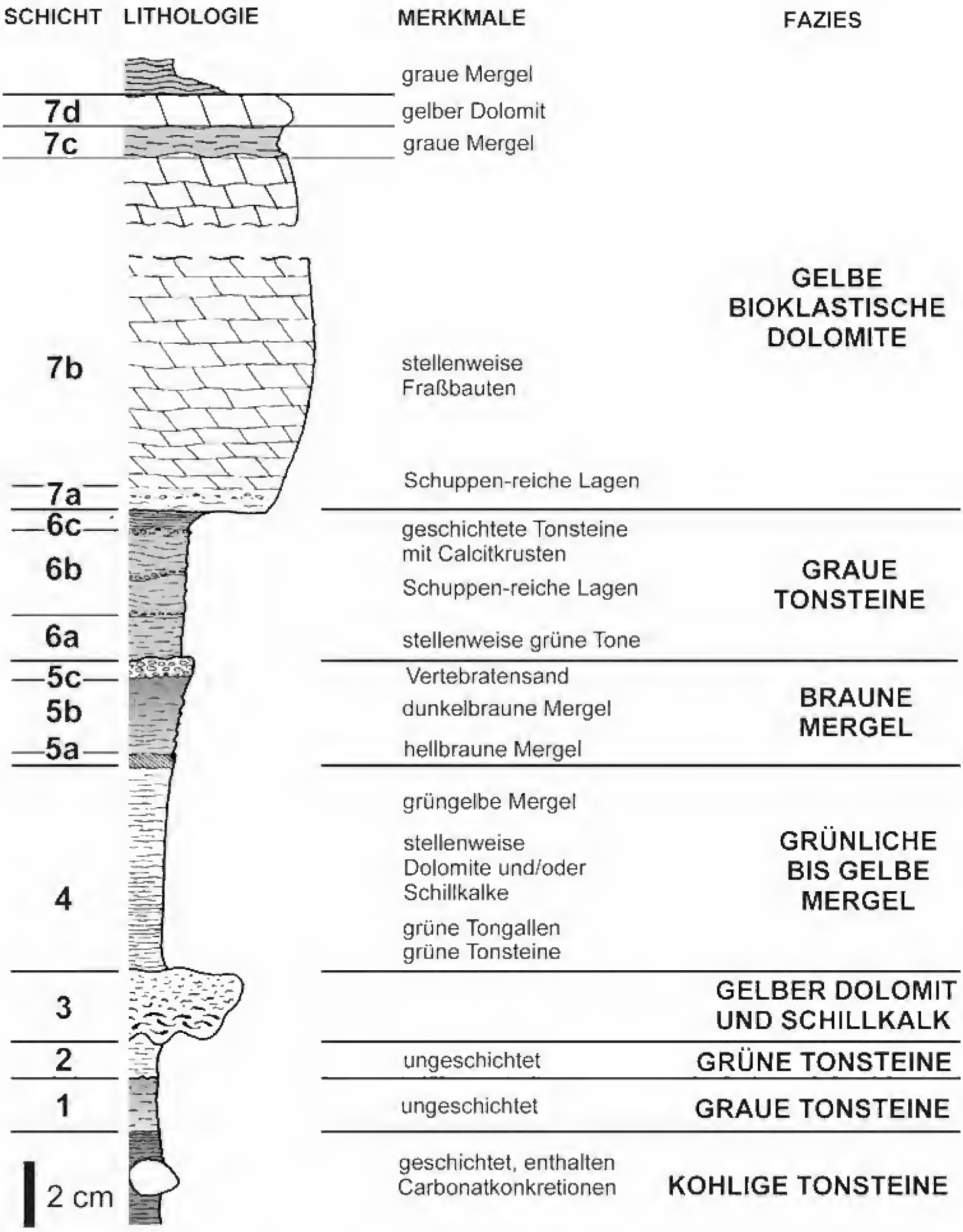

SCHICHT
LITHOLOGIE
MERKMALE
FAZIES
graue Mergel
7d
gelber Dolomit
7c
graue Mergel
GELBE BIOKLASTISCHE DOLOMITE
7b
stellenweise Fraßbauten
7a
Schuppen-reiche Lagen
6c
geschichtete Tonsteine mit Calcitkrusten
6b
Schuppen-reiche Lagen
GRAUE TONSTEINE
6a
stellenweise grüne Tone
5c
Vertebratensand
5b
dunkelbraune Mergel
BRAUNE MERGEL
5a
hellbraune Mergel
grüngelbe Mergel
4
stellenweise Dolomite und/oder Schillkalke
grüne Tongallen grüne Tonsteine
GRÜNLICHE BIS GELBE MERGEL
3
GELBER DOLOMIT UND SCHILLKALK
2
ungeschichtet
GRÜNE TONSTEINE
1
ungeschichtet
GRAUE TONSTEINE
2 cm
geschichtet, enthalten Carbonatkonkretionen
KOHLIGE TONSTEINE

Abb. 2. Feinstratigraphisches Standardprofil der untersuchten Gesteinsabfolge im Steinbruch Schumann bei Vellberg. Numerierung der Schichten wie in Kapitel 2 erläutert. Sedimentpetrographie und Mächtigkeiten haben nur Gültigkeit in unmittelbarer Nachbarschaft der Grabungsstelle (März 2000).

Bank der Anoplophora-Dolomite (Abb. 2; Brunner 1973). Das untersuchte Schichtpaket bildet eine lithologisch heterogene, gemischt siliziklastisch-karbonatische Folge. Einzelne Lagen variieren in ihrer Mächtigkeit beträchtlich, und neben auskeilenden Schichten gibt es immer wieder Einschaltungen vor allem von Schill-Lagen und Bonebeds.

Das hier behandelte Gesteinspaket ist außerordentlich reich an Wirbeltierfossilien. Es treten Reste von einem Hai, von mindestens zwei Actinopterygiern und von bis zu sechs temnospondylen Amphibien auf; untergeordnet finden sich je mindestens zwei Archosaurier und Sauropterygier, seltener sind Einzelzähne und Knochenfragmente von Dipnoern, ? Choristoderen, Therapsiden und bisher nicht näher bestimmbaren Reptilien. Die zu beschreibende Schichtenfolge wurde bisher nur im Steinbruch SCHUMANN angetroffen, wenn auch im benachbarten Schotterwerk SCHNEIDER bei Ummenhofen ein grundsätzlich ähnliches Profil aufgeschlossen ist, das auch Knochen führt.

Die Unteren Grauen Mergel sind wie andernorts zweigeteilt in je eine mächtige Folge grüngrauer und grauschwarzer Tonsteine und Mergel (BRUNNER 1973; BRUNNER & BRUDER 1977). In der vorliegenden Arbeit ist ausschließlich der obere Schichtabschnitt von Interesse; er besteht zum überwiegenden Teil aus dunkelvioletten bis schwarzen, kohleführenden Tonsteinen, über denen sich im untersuchten Steinbruch regelmäßig und durchgehend folgende Lagen finden (Abb. 2):

(7) Gelbe, bioklastische Dolomite (110 cm)
(6) Graue Tonsteine, am Top Calcitkrusten führend (5–10 cm)
(5) Braune Mergel, oben mit einem Bonebed abschließend (2–7 cm)
(4) Grünliche bis gelbe Mergel (3,5–12 cm, in Ausnahmen bis 20 cm)
(3) Gelbe Dolomite und Schillkalke (1–10 cm)
(2) Grüne Tonsteine (1–3 cm)
(1) Dunkelgraue Tonsteine (6–10 cm)

Die Schichten 1–6 werden traditionell zu den Unteren Grauen Mergeln gezählt, während die Schicht 7 die Anoplophora-Dolomite in ihrer Gesamtheit umfaßt. Sämtliche der numerierten Schichten können lokal mit Wirbeltierresten angereichert sein, entweder als Bonebeds (beschränkt auf die Schichten 5 und 6) oder in größeren Ansammlungen in einzelnen Lagen innerhalb der Dolomite bzw. Tonsteine.

Neben den angeführten Schichten treten eingeschaltet weitere Lagen auf, die bisweilen beachtliche Mächtigkeiten erreichen (Abb. 3). Innerhalb von Schicht 4 finden sich gelegentlich gelbe, dolomitische Mergel oder Dolomite, die größere Mächtigkeit gewinnen; die Dicke der siltigen Lagen innerhalb von Schicht 4 schwankt ebenfalls deutlich, ist aber unabhängig vom Auftreten der Karbonatzwischenlagen.

Das Bonebed am Top von Schicht 5 ist stets vorhanden, aber sehr variabel in seiner Mächtigkeit und Fossilführung. Weitere zahn- und schuppenreiche Lagen sind im Hangenden vorhanden, erreichen aber nie die Mächtigkeit und laterale Reichweite des letzteren Bonebeds. Dieses Bonebed wird meist überlagert von grauen Tonsteinen, zwischen die sich grüne Tonsteine einschalten können; diese enthalten stellenweise Schuppen, Knochensplitter und Muschelnester. Die grauen Tonsteine (6) gehen oft kontinuierlich in einen bräunlichen Mergel über, der wiederum in die hangenden gelben Karbonate (7) der Anoplophora-Dolomite überleitet. Die untere Bank der Anoplophora-Dolomite ist manchmal durch Mergelzwischenlagen in zwei oder drei massige Bänke untergliedert; diese Mergel führen örtlich schuppenreiche Lagen, Knochenfragmente und sehr selten Skelettreste von großen Archosauriern (*Batrachotomus*) und Amphibien (*Mastodonsaurus*).

3. Schichtbeschreibung

3.1. Dunkelgraue Tonsteine (1)

Es handelt sich um einen dunkelgrauen bis fast schwarzen, feinschichtigen Tonstein, der in feuchtem Zustand schlecht, in trockenem gut schichtparallel aufspaltet. Einzelne Lagen und Klüfte führen Limonit. Die Basis ist gut erkennbar an dem Farbumschlag von schwarzviolett nach grau, außerdem nimmt die Feinschichtung an Deutlichkeit zu. Das oberste Drittel der Schicht hat meist eine bräunliche Farbe und wird zunehmend siltiger. Der Top ist scharf begrenzt und wird stets überlagert von einem ungeschichteten, grünen Tonstein (2).

Knochen treten innerhalb des unteren Abschnitts regelmäßig auf, sind aber nicht häufig. Es kommen sowohl dislozierte Schädel und Skelettreste (*Mastodonsaurus*) als auch isolierte Einzelknochen in guter Erhaltung vor; die Knochenfarbe ist braun bis schwarz. Ganoidschuppen und labyrinthodonte Zähne sind auf Einzelvorkommen beschränkt, es gibt weder größere Nester aus Skelettelementen noch echte Bonebeds. Solange keine größere Schichtfläche besammelt wurde, lassen sich noch keine allgemeingültigen Angaben zur Fossilführung machen. Die bräunliche obere Lage ist noch ärmer an Wirbeltierresten; sie führt nur gelegentlich Schuppen.

3.2. Grüne Tonsteine (2)

Diese Schicht schwankt enorm sowohl in ihrer Mächtigkeit als auch im Habitus und kann selten sogar ganz verschwinden. Sie ist stets grün, mit Farbtönen variierend zwischen türkisgrün und graugrün, die vom Verwitterungszustand unabhängig sind. Je nach Feuchtigkeits- und Verwitterungsgrad liegt ein weicher Ton(mergel) oder ein fester Tonstein bis Mergel vor, der häufig intensiv grüne bis grünblaue Färbung annimmt. Stellenweise können winzige Gipskonkretionen auftreten.

Knochen sind in dieser Schicht stets vorhanden, jedoch mit örtlich stark wechselnder Häufigkeit. In größeren Ansammlungen nimmt auch die durchschnittliche Größe der Knochen zu. Es handelt sich allermeistens um isolierte Fragmente, die aufgrund der glatten Bruchflächen präfossilisiert und umgelagert sein müssen; Schädel und Skelettreste sind große Seltenheiten. Auffallend ist die unterschiedliche Farbe der Knochen, die von schwarz über braun bis fast weiß reicht. Neben plattigen Elementen, die oft gut erhalten sind, wurden kleinere Wirbel und ganze Rippen verschiedener Arten bis hin zu leicht zerfallenen, kleineren Schädeln von *Mastodonsaurus* angetroffen (M. SALOMON, mündl. Mitt.). Die Knochen sind meist stark deformiert und häufen sich am Top von Schicht 2, wo sie sich dem Relief der Karbonatbank von Schicht 3 anschmiegen. Glaukonitnester sind in dieser Lage besonders häufig. Bonebeds im strengen Sinne fehlen, aber am Top der Schicht häufen sich Muschelbruchstücke bis hin zu flächendeckenden Schalenpflastern; diese Lage kann reich an kleinen, stets umgelagerten Knochenbruchstücken sowie Zähnen von *Acrodus* sein.

3.3. Gelbe Dolomite und Schillkalke (3)

Diese Schicht ist fast immer vorhanden, kann aber oft von 8–10 cm Dicke bis auf eine unter einem Zentimeter dünne Lage zusammenschrumpfen. Es handelt sich um einen braungrauen bis ockergelben Dolomit, der im Norden des untersuchten Gebietes in einen Schillkalk übergeht. Die Ober- und Unterseite der dolomitischen La-

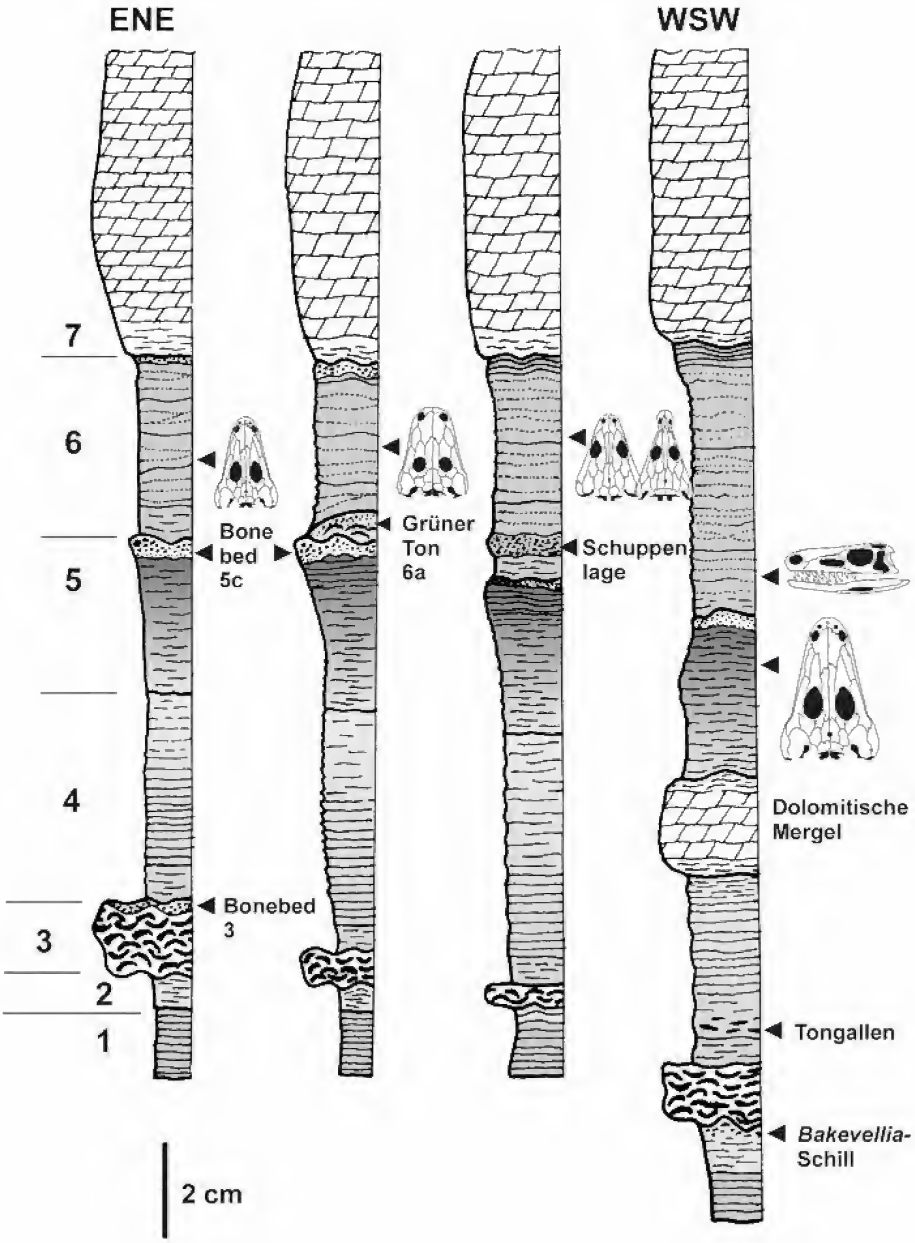

ENE
WSW
7
6
5
4
3
2
1
Bone bed 5c
Grüner Ton 6a
Schuppenlage
Bonebed 3
Dolomitische Mergel
Tongallen
Bakevellia-Schill
2 cm

Abb. 3. Lithologische Wechsel und Mächtigkeitsschwankungen der wirbeltierreichen Schichten in unmittelbarer Umgebung der Grabungsstelle im Steinbruch SCHUMANN, erschlossen von März bis Juni 2000.

ge haben meist ein ausgeprägtes Relief, das unabhängig vom Fossilinhalt ist. Der deutlich gradierte Schillkalk hat eine stark gewellte Basis und einen ebenen Top.

Wirbeltierreste beschränken sich auf Einzelknochen, hauptsächlich Wirbel, und finden sich vorzugsweise in den mergeligen Dolomitbänken. Auskeilende Dolomitlagen verzahnen sich lateral mit grünen, unverfestigten Tonen der Schicht 2, wo sie von isolierten dolomitischen Konkretionen vertreten werden, die jenen im Liegenden von Schicht 1 ähneln.

3.4. Grünliche bis gelbe Mergel (4)

Schicht 4 ist stets deutlich ausgebildet und kann stellenweise zum mächtigsten Paket der ganzen Folge anwachsen. Ihre Dicke reicht von 3,5 bis über 12 cm; falls sich zusätzlich Dolomitlagen einschalten, kann sie auf über 20 cm anwachsen. Mit der Mächtigkeit nimmt in der Regel auch die Korngröße zu. Im nördlichen Teil des untersuchten Gebietes schaltet sich etwa in der Mitte der Schicht ein Schillkalk ein, der allerdings rasch auskeilt. Im lateralen Anschluß verzahnt sich dieser mit groben Siltsteinen, die gut die Hälfte der Schichtdicke ausmachen. Je nach Siltgehalt schwankt die Spaltbarkeit; feinkörnige Lagen spalten entlang ebener Flächen. Im nordöstlichen Teil des Steinbruchs erscheint eine sehr feinkörnige, massige Tonsteinlage an der Basis von Schicht 4. Zum Top hin ist die Schicht deutlich gradiert. Bisweilen sind Karbonatlinsen eingeschaltet, die vermutlich diagenetischen Ursprungs sind.

Wirbeltiere finden sich gehäuft in den untersten Lagen von Schicht 4, vorzugsweise auf glaukonitreichen, siltigen Flächen. Es handelt sich meist um isolierte Einzelknochen, die Abrollungserscheinungen aufweisen und oft bereits als Fragmente eingebettet wurden. Insgesamt ähnelt die hier dokumentierte Fauna sehr der von Schicht 2. Auffällig ist das Vorherrschen kleiner, planarer Knochen, mittelgroßer Zähne und größerer Koprolithen. Die Farbe der phosphatischen Reste ist meist hellbraun. Echte Bonebeds fehlen auch hier, es mangelt allgemein an Ganoidschuppen. In den karbonatischen Partien dieser Schicht, vorzugsweise in mergeligen Dolomiten, finden sich regelmäßig Wirbel, Rippen und Zähne von *Nothosaurus* sowie labyrinthodonte Zähne. Sie sind gut erhalten, meist vollständig und gänzlich unverdrückt, sehr im Unterschied zu den tonigen und mergeligen Schichten im Hangenden der Schicht 4.

3.5. Braune Mergel (5)

Schicht 5 ist das am wenigsten verfestigte Sediment der Folge, es liegt durchgehend als weicher, mittel- bis dunkelbrauner Mergel vor. Die Basis ist gekennzeichnet durch ein dunkelbraunes Band, kaum 5 mm mächtig, das Ostrakoden und einzelne Ganoidschuppen enthalten kann; dieses keilt im nördlichen Teil des Steinbruchs aus. Im Hangenden folgt eine hellbraune bis braungraue Lage, die zum Top hin dunkler braun gefärbt ist. Sie gliedert sich stellenweise in einzelne Pakete, die durch Ganoidschuppen-reiche Lagen getrennt werden; da diese aber nie weit lateral durchhalten, bleibt der generelle Habitus der Schicht kompakt. Den Top der Schicht bildet eine Lage, die nahezu ausschließlich aus Vertebratensand besteht (Ganoidschuppen, labyrinthodonte Zähne, thekodonte Zähne, tricuspide Zähnchen, Zähne des Hais *Acrodus*, Flossenstacheln und zahllose kleine Knochenbruchstücke aller Art).

Die Schicht 5 ist lagenweise außerordentlich fossilreich und läßt sich nach ihrem Fossilinhalt und dessen Zustand in drei Abschnitte untergliedern. (1) Die untere und mächtigste Lage ist ein mürber, hellbrauner Ton bis Mergel, der zahlreiche Koprolithen und labyrinthodonte Zähne führt. Er kann stellenweise auch größere Knochen wie etwa Wirbelkörper von *Mastodonsaurus* enthalten. (2) Die mittlere Lage, der dunkelbraune Mergel, ist reich an größeren Wirbeltierresten, die teils in Form einzelner Knochen, teils als Skelettreste vorliegen (*Mastodonsaurus*, *Kupferzellia*, Trematosauriden, *Batrachotomus*, *Nothosaurus*). (3) Das Bonebed selbst ist reich an phosphatischen Resten aller Art und enthält in besonders dicken Lagen auch größere, stark abgerollte Knochen. Diese sind manchmal bis auf die massivsten Bereiche abgeschliffen.

Die Knochen sind im Bonebed überwiegend präfossilisiert, was an glatten Bruchkanten und mitunter deutlichen Abrollungserscheinungen erkennbar ist; Zähne sind meist quer und nur sehr selten längs ihrer Achse gebrochen. Auch finden sich als Fragmente abgelagerte Koprolithen. Damit handelt es sich beim Top von Schicht 5 um ein Bonebed im strengen Sinne (Reif 1971). Auf dessen Oberseite, bereits zu Schicht 6 gehörend, liegen häufig große Knochen von Amphibien oder Zähne von *Batrachotomus* sowie große Koprolithen. Auch diese Knochen und Koprolithen sind häufig umgelagert, was glatte Bruchflächen bezeugen; es kommen aber auch komplette Knochen und sogar Skelettreste (*Mastodonsaurus*, Trematosauridae) in dieser Lage vor.

3.6. Graue Tonsteine (6)

Diese Einheit wird gebildet von einem mittel- bis dunkelgrauen, meist geschichteten Tonstein. In frischem Zustand spaltet er in feine Lagen. Seine Mächtigkeit schwankt beträchtlich, wobei sich in dicken Lagen deutlich mehr Knochen finden als in dünnen. Lagenweise, aber örtlich begrenzt auf wenige Meter, enthält er Bonebeds, die reich an Ganoidschuppen und labyrinthodonten Zähnen sind. Die Grundmasse dieser Bonebeds ist stets tonig und hellgrau; sie erreichen jedoch nicht den Reifegrad des Bonebeds der Schicht 5. Auch wird auf der Oberfläche derselben keine besondere Häufung größerer Knochen verzeichnet. Vielmehr konzentrieren sich die fundreichsten Lagen auf zwei Horizonte: erstens den im letzten Abschnitt erwähnten Bereich unmittelbar über dem Bonebed der Schicht 5 und zweitens auf den Top der Schicht 6, der üblicherweise beim Abbau fest an der Unterseite der Anoplophora-Dolomite haftet. Als lokale Besonderheit tritt an der Basis von Schicht 6, unmittelbar über dem Bonebed, eine hellgrüne Tonsteinlage auf, die reich an Muscheln (*Unionites brevis*) ist und lagenweise kleine Nester mit Ganoidschuppen enthält. Diese Lage ist reich an größeren, vor allem planaren Knochen (Schädelreste, dermale Schultergürtelknochen) und erreicht rund um größere Knochenansammlungen Mächtigkeiten bis 5 cm. Die grüne Tonsteinlage wurde stets an Stellen beobachtet, an denen das Bonebed von Schicht 5 sehr geringmächtig ist.

Die Wirbeltierreste sind im allgemeinen sehr gut erhalten, was oft erst die Sandstrahlpräparation zeigt, doch wesentlich stärker von der Kompaktion betroffen als etwa in Kupferzell-Bauersbach. Die Knochen sind dunkelbraun bis schwarz gefärbt und kommen in allen Größenklassen und Artikulationsstadien vor. Vollständige, artikulierte Skelette treten sehr selten im Top von Schicht 6 auf, der vielfach durch Calcitkrusten gefestigt ist. Die Schicht 6 insgesamt enthält die artenreichste Fauna der untersuchten Folge, und die meist gute Erhaltung der Knochen läßt vermuten, daß kein langer Transport und keine längere Aufarbeitung stattgefunden haben. Eine Ausnahme mögen die seltenen Faunenelemente (Zähne von *Nothosaurus* und *Ptychoceratodus*, Knochen von *Batrachotomus*) bilden.

3.7. Gelbe bioklastische Dolomite (7)

Die Schicht 7 beginnt mit einem dunkelbraunen oder graubraunen Mergel, der im Hangenden zunehmend dolomitischer und heller wird. Er ist im unteren Bereich lagenweise reich an rötlichen Ganoidschuppen, größeren thekodonten und labyrinthodonten Zähnen sowie abgerollten Knochensplittern, erreicht aber nie den Fossilreichtum der liegenden Schichten.

Den mächtigsten Abschnitt dieser normalerweise kompakt brechenden Bank bildet ein hellbeiger bis schmutzig-gelber dolomitischer Mergel bis Dolomit, der selten Knochenbruchstücke enthält, die rosa bis hellbraun gefärbt sind. In seinem oberen Drittel gliedert sich stellenweise ein geringmächtiges Mergelband ab, das im Habitus der Basis von Schicht 7 entspricht. Dieses enthält sehr selten unverdrückte Knochen von *Mastodonsaurus*, die in Nestern beieinander liegen und auf zerfallene Skelette hindeuten. Der mittlere Bereich des Dolomits enthält selten Muscheln der Art *Myophoria transversa*.

Die am wenigsten erwarteten und sicher spektakulärsten Wirbeltierfunde haben die erste und zweite Zwischenschicht, die die gelben Dolomite voneinander trennen, erbracht. Beide Lagen sind kaum 10 cm mächtig und schwanken enorm in ihrer Lithologie; meist handelt es sich um calcitkrustige Schiefermergel von hellgrauer bis graubeiger Farbe. Die untere Lage (7c) ist nur stellenweise ausgebildet und geht lateral rasch in kompaktes Karbonat über, wo sie als grau gefärbtes Band weiter erkennbar bleibt. Sie enthält dort regelmäßig kleine, meist nicht näher bestimmbare Knochensplitter, Ganoidschuppen und seltener kohlige Pflanzenreste und Muschelschill. Im nördlichen Teil des Steinbruchs fanden sich an mehreren Stellen nesterweise konzentriert Skelettreste und Schädel von *Mastodonsaurus* verschiedener Größe.

Eine zweite, stets ausgebildete und etwas mächtigere Schiefermergelzwischenlage trennt die harte untere von der deutlich mürberen mittleren Dolomitbank. In ihr wurden in einzelnen Nestern im südlichen Teil des Steinbruchs Reste von *Batrachotomus* gefunden, darunter Skelettreste.

4. Fossilinhalt

4.1. Invertebraten

In den wirbeltierreichen Schichten der Unteren Grauen Mergel treten Invertebraten nur selten auf. Die Unteren Grauen Mergel sind im Liegenden der hier untersuchten Schichten viel reicher an Muscheln. Es gibt allerdings einige sehr geringmächtige Horizonte, in denen gut erhaltene Muscheln in größeren Mengen gefunden werden, die bestimmbar sind (Abb. 4). Ihre Vergesellschaftung mit Wirbeltieren ist natürlich von besonderem Interesse für paläoökologische Fragen, doch sollen im gegenwärtigen Rahmen nur das Auftreten und die relative Fundhäufigkeit erfaßt werden.

- *Unionites letticus.* – Dies ist die häufigste Muschel in den Unteren Grauen Mergeln. Sie wurde im Liegenden der Wirbeltierlagerstätten in über 20 einzelnen Lagen örtlich gehäuft angetroffen. Innerhalb des hier untersuchten Profils treten bestimmbare Reste nur in der Schicht 2 und stellenweise an der Basis von Schicht 4 auf.
- *Unionites brevis.* – Diese Art bildet eine monospezifische Gemeinschaft an der Basis von Schicht 6a, und zwar nur dort, wo ein grüner Tonstein ausgebildet ist. In diesen Pfützen konzentrieren sich außerdem größere umgelagerte Knochen, vor allem von *Mastodonsaurus*.

• *Bakevellia goldfussi.* – In der gesamten Folge tritt diese Art nur in Schicht 2 und an der Basis von Schicht 4 auf, dort allerdings ist sie zahlenmäßig dominierend. *Bakevellia* gilt allgemein als Anzeiger für Salinitäten im brackischen Milieu (SEEGIS 1999). Ihr Auftreten in Schicht 4 paßt zusammen mit dem Vorkommen von nicht umgelagerten Nothosauriden.

• *Myophoria transversa.* – Diese Art zeigt normal marine Salzgehalte an. Sie tritt in drei muschelführenden Lagen im Liegenden der wirbeltierreichen Schichten auf, fehlt aber in allen hier untersuchten Horizonten. Einzelfunde wurden lediglich in der Bank 7b im unteren Drittel der Anoplophora-Dolomite beobachtet. Im benachbarten Schotterwerk bei Ummenhofen tritt *Myophoria* in einem Äquivalent der Schicht 6 auf, doch immer beschränkt auf 0.5 cm dünne Dolomitzwischenlagen.

Die Schillkalke in Schicht 3 und 4 enthalten Schalentrümmer von Bakevellien und *Unionites*, die jedoch artlich nicht genauer zugeordnet werden können. Das Schlämmen und Auslesen der sieben wirbeltierführenden Schichten ergab mehrere Lagen mit Ostracoden und eine mit reichlich Grünalgen. Eine Bearbeitung der Ostracoden-Fauna sowie der Characeen erfolgt derzeit durch Dr. M. URLICHS.

4.2. Haie

• *Acrodus* sp. – Die Gattung ist sicher anhand von Zähnen nachweisbar in den Schichten 2 und 5. Neben Zähnen finden sich regelmäßig Flossenstacheln von bis zu 5 cm Länge, die jedoch bisher nicht näher bestimmt werden konnten. Die große Häufigkeit von Zähnen in Schicht 2 und das völlige Fehlen in Schicht 6 (beide wurden intensiv besammelt) deutet auf Salinitätsunterschiede hin. *Acrodus* zählt nach HAGDORN & REIF (1988) zu den marinen Elasmobranchiern. Unterstützt wird dies durch die deutlich verschiedenen Muschelfaunen in diesen Schichten. In den Schichten 4 und 5 treten selten auch bis zu 10 cm lange Flossenstacheln auf, die noch präpariert werden müssen.

4.3. Actinopterygier

• *Saurichthys longidens.* – Zähne von *Saurichthys* treten regelmäßig im Bonebed der Schicht 5 und innerhalb von Schicht 6 auf.

• *Serrolepis suevicus.* – Hochrückige Actinopterygier sind anhand von hochgezogenen, am Hinterrand serraten Schuppen nachzuweisen. Solche Reste finden sich in den Schichten 1, 5, 6 und 7.

• Unbestimmte Actinopterygier. – Ganoidschuppen aus verschiedenen Körperregionen, isolierte Schädeldachelemente sowie mit spitzkonischen Zähnen besetzte Kiefer sind die häufigsten Funde in Schicht 6. Eine genauere Bestimmung der umfangreichen Aufsammlungen steht noch aus. Nach freundlicher Mitteilung von Dr. D. SEEGIS (Schorndorf) befinden sich unter den grundsätzlich ähnlich zusammengesetzten Mikrovertebraten-Faunen von Kupferzell-Bauersbach plesiomorphe „Palaeonisciden“, Redfieldiiden sowie Schuppen ähnlich jenen von *Gyrolepis.*

4.4. Dipnoer

• *Ptychoceratodus serratus.* – Lediglich diese von SCHULTZE (1981) beschriebene Art ist anhand von zwei Einzelfunden aus dem Bonebed der Schicht 5 und der Basis von Schicht 6 nachweisbar. In beiden Fällen wurden Zähne ohne Schmelzkappe gefunden.

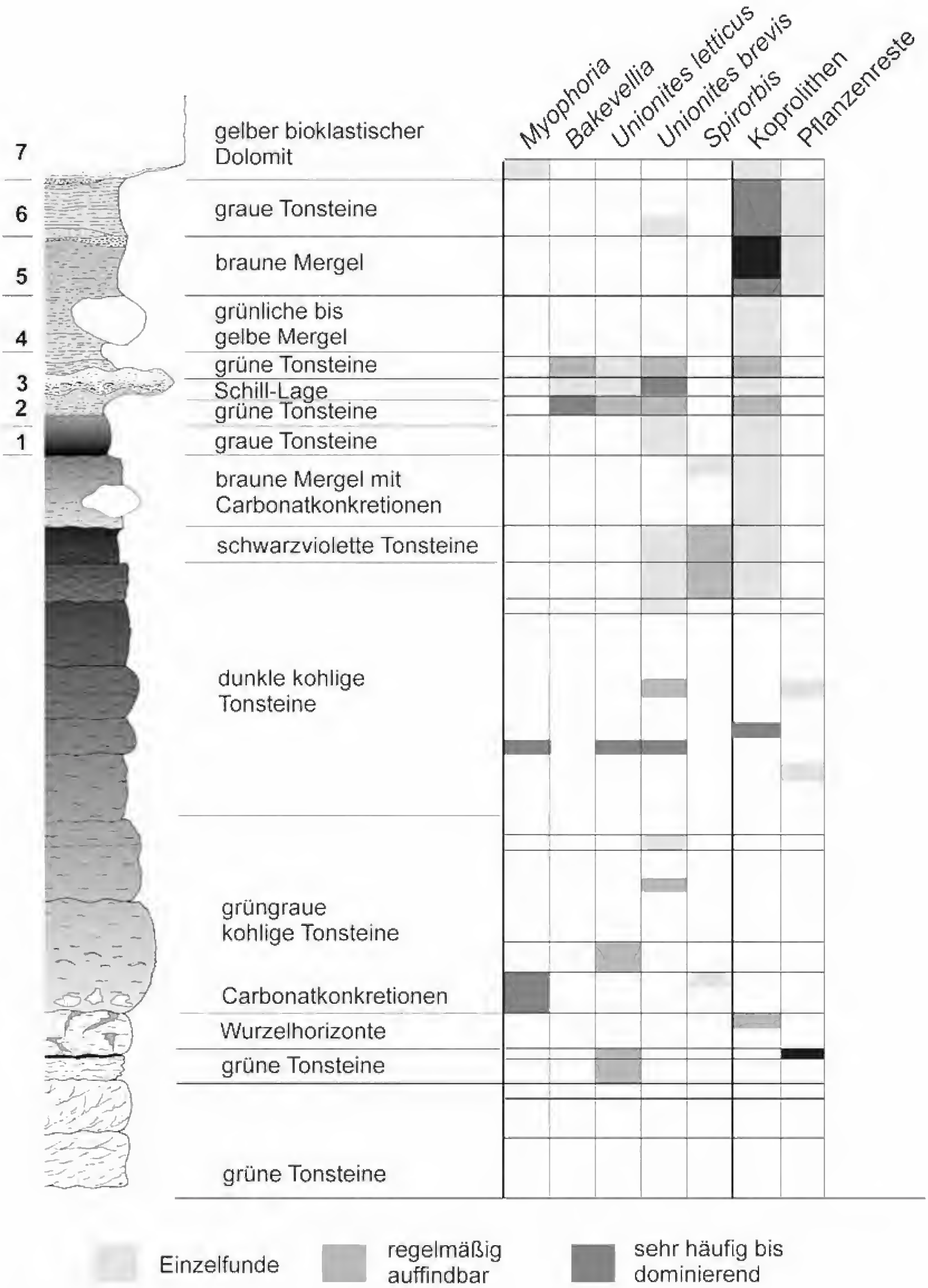


Abb. 4. Die Invertebraten-Fauna der wirbeltierreichen Schichten in den Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten im Steinbruch SCHUMANN bei Vellberg.

4.5. Amphibien

(Abb. 5, 6)

• *Plagiosuchus pustuliferus.* – Die Art ist sicher in Schicht 5 nachgewiesen. Neben ganzen Knochen kommen dort auch umgelagerte, diagnostische Fragmente vor, wie z.B. Wirbel oder Mandibeln. In der Mitte von Schicht 5 fand sich ein Schädel mit Unterkieferast und sechs zugehörigen Wirbeln.

• *Gerrothorax* sp. – Diese Gattung ist anhand ihrer charakteristischen Osteoderme (hautknöcherner Panzerplatten) sicher in den Schichten 2, 5 und 6 nachzuweisen. Ein kompletter Schädel wurde im Rahmen einer Tübinger Grabung im Jahre 1998 in Schicht 5 entdeckt. Die Gattung ist in Vellberg bedeutend seltener als in Kupferzell, wo sie gegen 70% der gesamten Funde ausmacht (Wild 1980). Das ist allein schon aus dem selteneren Auftreten kleiner Osteoderme ablesbar, die durch ihre pustuläre Skulptur sehr bruchfest sind und sicher am weitesten verfrachtet werden konnten.

• *Mastodonsaurus giganteus.* – In nahezu allen untersuchten Schichten (Ausnahme: Schicht 3) treten diagnostische Reste von *Mastodonsaurus* auf, insbesondere die großen Fangzähne aus Gaumen und Unterkiefer. Als artspezifisch können allerdings nur die größten Fangzähne mit einer Länge über 5 cm eingestuft werden, da ungekielte labyrinthodonte Zähne keine taxonomisch verwertbaren Besonderheiten aufweisen (Schoch 1999). Größere Knochen scheinen in Schicht 3 nicht vorzukommen, ansonsten finden sich solche in allen anderen Horizonten mit lokal wechselnder Häufigkeit. Die Reste konzentrieren sich besonders auf die Oberseite des Bonebeds von Schicht 5 sowie auf der Schicht 6. *Mastodonsaurus*-Wirbel kommen gewöhnlich nur auf der Oberseite von Bonebedlagen vor. Bei größerer Mächtigkeit können sie auch innerhalb des Bonebeds enthalten sein; dann aber sind sie viel stärker abgerollt.

• *Kupferzellia wildi.* – Dieser kleine Cyclotosauride ist den Grabungsbefunden nach weitaus häufiger als bisher bekannt. Wenn man nur die eindeutig bestimmbaren Reste zählt, kommt man für die Schichten 2, 4, 5 und 6 auf Häufigkeiten, die kaum denen von *Mastodonsaurus* nachstehen. Allerdings ist von dieser Art bislang sicher nur der Schädel bekannt, so daß postcraniale Reste nur unter Vorbehalt und unter Ausschluß aller anderen temnospondylen Arten zugeordnet werden können. Zur Unterscheidung einzelner Knochen von *Mastodonsaurus* juv. und *Kupferzellia* siehe Schoch (1997, 1999). *Kupferzellia* scheint in den Schichten 2, 4 und 6 am häufigsten vorzukommen; die besterhaltenen und vollständigsten Reste fanden sich bisher im unteren fossilreichen Horizont der Schicht 6.

• Trematosauridae, n. g. n. sp. Isolierte Schädelknochen und eine Interclavicula aus Kupferzell sowie ein Schädelabdruck aus den Sandigen Pflanzenschiefern von Zwingelhausen legten bereits nahe, daß im Lettenkeuper ein sehr langschnauziges Amphib existiert haben muß. Gewißheit wurde durch artikulierte Funde erlangt, die in den Sandigen Pflanzenschiefern bei Michelbach an der Bilz gemacht wurden (Schoch & Milner 2000). Es handelt sich um ein 1–1.5 m langes, schlank gebautes Amphib mit langem, schmalem Schädel, einem hochgebauten Rumpf, grazilen Extremitäten und Ruderschwanz (Schoch 2002). Die nächsten Verwandten gehören zur Gattung *Tertremoides* und stammen aus der tiefen Untertrias von Madagaskar (Lehman 1971). Dank der artikulierten Skelettfunde aus Michelbach lassen sich nun auch Einzelknochen sicher ansprechen; der Trematosauride zählt damit zu den am häufigsten und vollständigsten überlieferten Arten des Unterkeupers. Bestimmbare

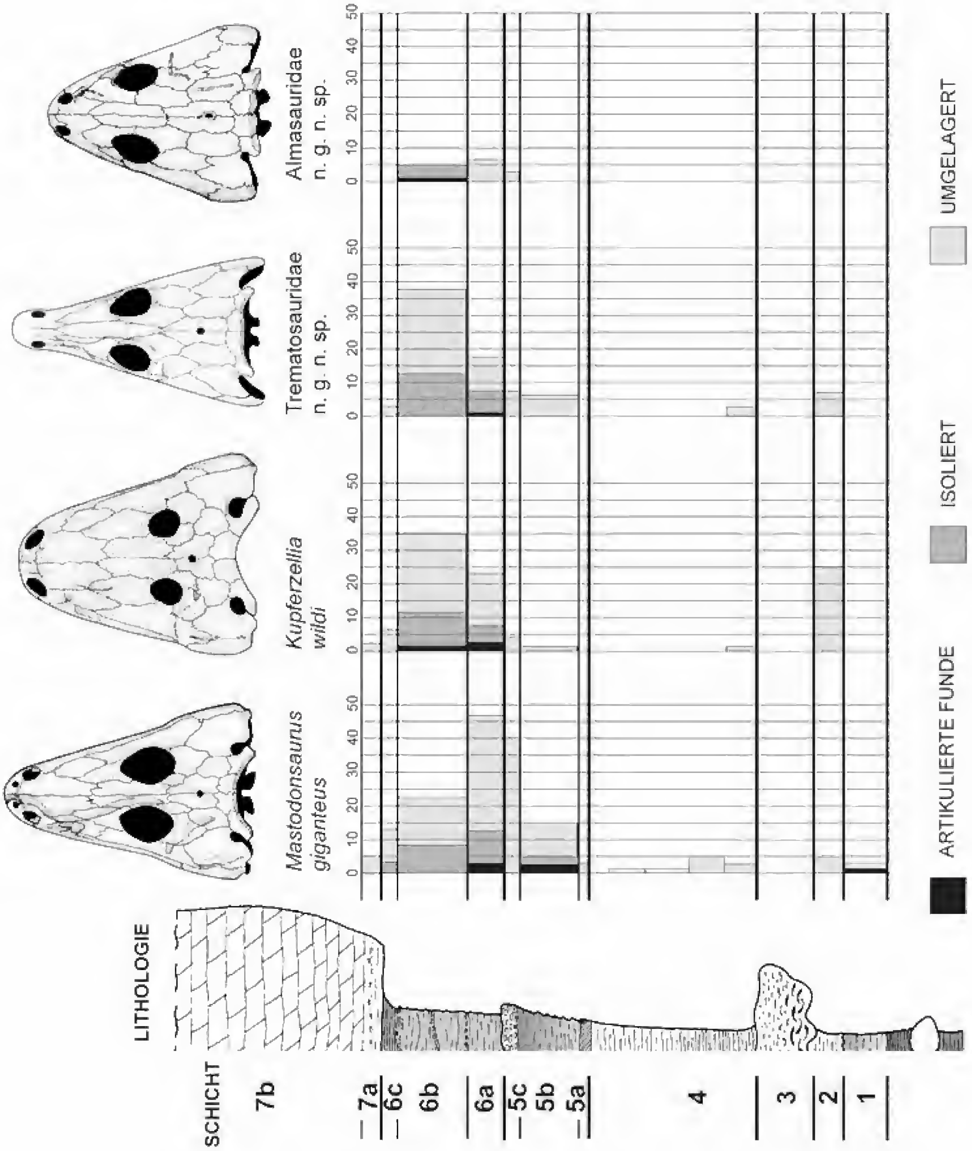


Abb. 5. Quantitative Erfassung aller Funde von stereospondylen Amphibien, die während der Grabungsphase (März-Juni 2000) und ausschließlich auf einer zusammenhängenden Grabungsfläche geborgen wurden. Man beachte die Unterscheidung dreier Erhaltungszustände, vor allem die absolute Häufigkeit umgelagerter Knochen in allen Schichten. Skelettreste waren in Nestern konzentriert. Die Unterscheidung frisch abgelagerter und umgelagerter Knochen erfolgte nach Untersuchung der Bruchflächen.

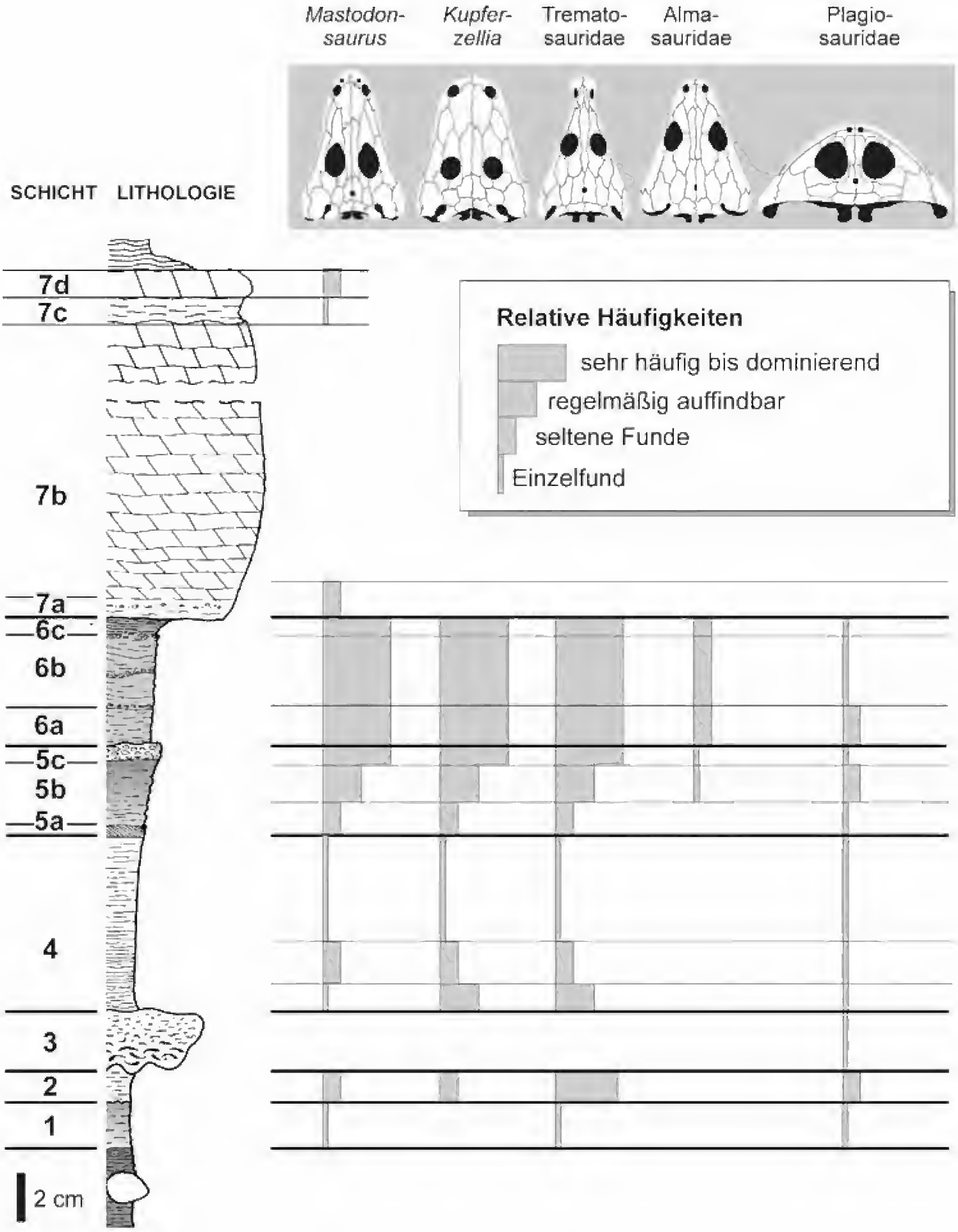


Abb. 6. Relative Fundhäufigkeiten temnospondyler Amphibien in den Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten im Steinbruch Schumann. Die Angaben stellen langjährige Erfahrungswerte dar. Es liegen keine eindeutigen Erkenntnisse über den Zustand der isolierten Knochen vor, also ob umgelagert oder nicht, ebenso ist nicht erfaßt, welche Knochen von der jeweiligen Art bevorzugt gefunden wurden.

Funde wurden in den Schichten 1, 2, 4, 5 und 6 gemacht. Sie häufen sich in Knochenansammlungen von Schicht 2, in siltigen, grüngrauen Lagen der Schicht 4, im Bonebed der Schicht 5 und im Liegenden desselben sowie in der unteren, fossilreichen Lage der Schicht 6; aus letzterer kommen auch die besterhaltenen und vollständigsten Knochen, die Exemplaren unterschiedlichster Altersstadien (von 0.5 bis 1.5 m reichend) angehört haben müssen.

• Almasauridae, n. g. n. sp. – Im Jahre 1984 wurde ein vollständiger Schädel eines neuen Temnospondylen in Schicht 6 gefunden, der deutliche Anklänge an die großwüchsigen Metoposauriden aus dem Mittelkeuper erkennen läßt. Die größte Ähnlichkeit besteht allerdings zu dem marokkanischen *Almasaurus habbazi*, so daß die neue Gattung aus dem Unterkeuper unter Vorbehalt der Familie Almasauridae (früher: Latiscopidae) zugeordnet werden kann; die Almasauriden und Metoposauriden sind nahe verwandt und werden neuerdings in einer Überfamilie Metoposauroidea zusammengefaßt (Yates & Warren 2000). Inzwischen wurde auch ein vollständiges, artikuliertes Skelett dieser stammesgeschichtlich interessanten Art von H. M. Salomon gefunden.

4.6. Archosaurier
(Abb. 7)

Beobachtungen in der Reptil-Fauna von Kupferzell-Bauersbach legten bereits nahe, daß zumindest zwei Archosaurier im Unterkeuper vorkommen. Die großwüchsige Art gehört zu einem Rauisuchier, von dem neben Einzelknochen und Zähnen auch Skelettreste geborgen wurden. Eine wesentlich kleinere Form war in Kupferzell nur sehr bruchstückhaft mit Schwanzwirbeln und einer Panzerplatte vertreten, die sich von denen des Rauisuchiers deutlich unterscheidet. Die Vellberger Fundstelle hat eine große Anzahl solcher Osteoderme und einige gut erhaltene Wirbel geliefert, die erste Hinweise geben, aber noch keine abschließende Einordnung der Funde ermöglichen.

• *Batrachotomus kupferzellensis*. – Große, an Rauisuchier erinnernde Zahnkronen und postcraniale Fragmente sind seit langem aus dem süddeutschen Unterkeuper bekannt, wie Schmidt (1928) zusammengefaßt hat. Bereits Plieninger in Meyer & Plieninger (1844) beschrieb ein Kieferfragment mit Zähnen aus dem ? Vitriolschiefer von Gaildorf als *Zanclodon laevis*, dessen Zugehörigkeit seither fruchtlos diskutiert worden ist (Fraas 1896; Huene 1907–08). Aus heutiger Sicht ist dieser Fund nicht wirklich diagnostisch (Dr. D. Gower, mündl. Mitteilung), ganz abgesehen von weiteren isolierten Zahnkronen, die mit unterschiedlichen Namen belegt wurden.

Erst die Kupferzeller Grabung im Jahre 1977 erbrachte Skelettfunde, die eine große Seltenheit darstellen und vor allem wegen des schlechten generellen Kenntnisstandes der Rauisuchier von überregionaler Bedeutung sind (Wild 1980). Gower (1999) beschrieb kürzlich den Schädel samt Unterkiefer dieser bis 4 m großen, räuberischen Art, die äußerlich sehr an den aus dem Unteranis bekannten *Ticinosuchus ferox* vom Monte San Giorgio erinnert (Krebs 1965). Eine Beschreibung des Postcranialskelettes und der Hirnkapsel ist in Arbeit (Dr. D. Gower, mündl. Mitteilung). *Batrachotomus* tritt im untersuchten Profil in den Schichten 5 und 6 sowie in mergeligen Zwischenlagen der Anoplophora-Dolomite (7c + d) auf. In Schicht 5 fand sich ein Skelettrest, Schicht 6 ist reich an großen Zähnen und liefert selten auch einzelne Knochen, und die Schichten 7 c+d haben nesterweise konzentrierte Skelettreste erbracht, die sogar noch die Bepanzerung zeigen.

• Crocodylotarse Archosaurier. – Kleine Panzerplatten und Wirbel aus verschiedenen Regionen der Wirbelsäule treten regelmäßig in Schicht 6 auf. Die Osteoderme insbesondere zählen zu den häufigsten Funden in dieser Schicht überhaupt und sind den Sammlern seit langem bekannt. Die Panzerplatten erinnern in vielen Details an Aetosaurier, vor allem *Stagonolepis* und *Aetosaurus* (WALKER 1961), doch ist eine genaue Zuordnung aufgrund dieser isolierten Reste nicht möglich. Außer in Schicht 6 ließen sich Panzerplatten nur in Einzelfunden in Schicht 2 nachweisen, wo sie allerdings starken Abrieb aufweisen.

4.7. Sauropterygier
(Abb. 7)

• *Nothosaurus* sp. – Isolierte Reste von Nothosauriden sind seit langem aus Karbonaten und Mergeln des Unterkeupers bekannt. Die Art *Nothosaurus chelydrops* ist berühmt von der Fundstelle Hoheneck bei Ludwigsburg (Fraas 1896), gilt aber heute als jüngeres Synonym von *N. giganteus* (RIEPPEL & WILD 1996). Die zuletzt genannten Autoren wiesen auch auf das Vorkommen einer zweiten Art, *Nothosaurus mirabilis*, im Lettenkeuper hin. Die Grabung bei Kupferzell-Bauersbach erbrachte ein Teilskelett von *Nothosaurus* cf. *N. mirabilis*, welches am Top der Unteren Grauen Mergel in einer Dolomitlage gefunden wurde (WILD 1980; GROSSMANN 2001). In den Schichten 2, 3, 4 and 5 fanden sich Wirbelzentren, Rippen und sogar Schädelbruchstücke (M. SALOMON, mündl. Mitt. 2001). In der Schicht 5 kam 1998 ein Skelettrest von *Nothosaurus* cf. *N. mirabilis* zutage, das von meinen Tübinger Kollegen M. MAISCH und A. MATZKE sachgerecht geborgen wurde.

4.8. ? Choristoderen

In Kupferzell-Bauersbach und bei Wolpertshausen fanden sich regelmäßig kleine, 0,3 bis 1 cm lange Wirbelkörper sowie Reste von Gliedmaßen und Gürteln, die von diapsiden Reptilien unbekannter Zugehörigkeit stammen. Die Wirbelkörper sind sehr charakteristisch und ähneln solchen von Choristoderen, einer eigentümlichen Diapsidengruppe, die auch einige große, krokodilartige Vertreter (Champsosaurier) hervorbrachte, welche bis ins Tertiär überlebten. Kürzlich wurde als große Seltenheit ein Skelettrest in der Schicht 6 entdeckt, der einige Wirbelkörper dieses Typs enthält und darüber hinaus zahlreiche Rippen und Gürtelknochen.

4.9. Reptilzähne
(Abb. 8)

• Archosauria indet. – Neben den eindeutig dem Rauisuchier *Batrachotomus* zuzuordnenden Zähnen treten zahlenmäßig seltener, aber regelmäßig kleine thekodonte Zähne auf, die schlanker sind, meist feinere Sägekanten haben und deren linguale und labiale Seiten verschwommene Grate aufweisen. Letztere sind deutlich von labyrinthodonten Einfaltungen zu unterscheiden, wie sie gelegentlich bei den ebenfalls gekielten, aber niemals gesägten Zähnen von temnospondylen Amphibien auftreten. Die kleinen Archosaurier-Zähne erreichen 1 bis 3 cm Länge.

• Amniota indet. – Nach längerem Suchen finden sich regelmäßig kleine bis winzige tricuspide (dreispitzige) Zähne in den Schichten 5 und 6. Sie wurden be-

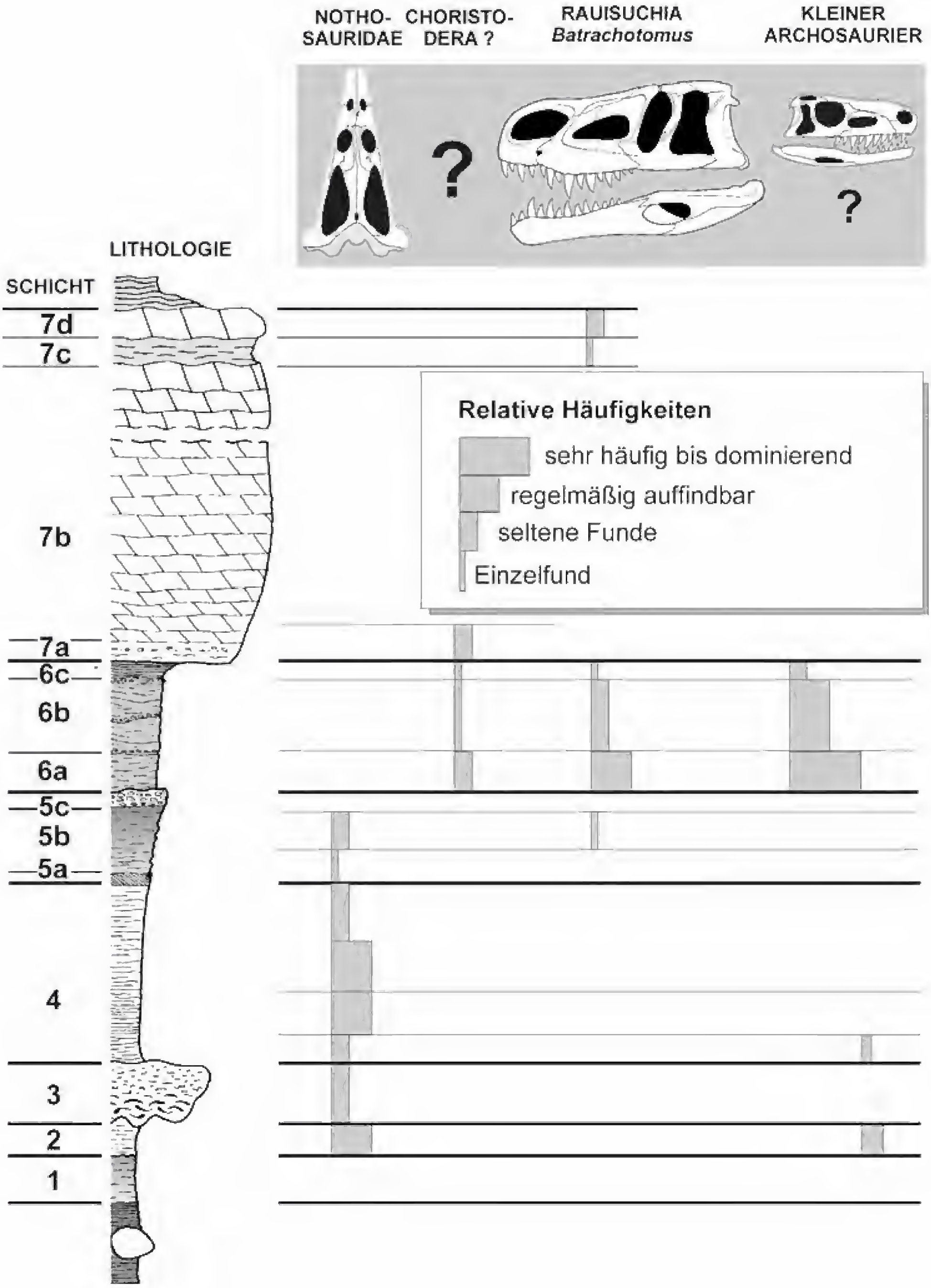


Abb. 7. Relative Fundhäufigkeiten verschiedener Reptilien in den Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten im Steinbruch SCHUMANN. Siehe Angaben in Abb. 6.

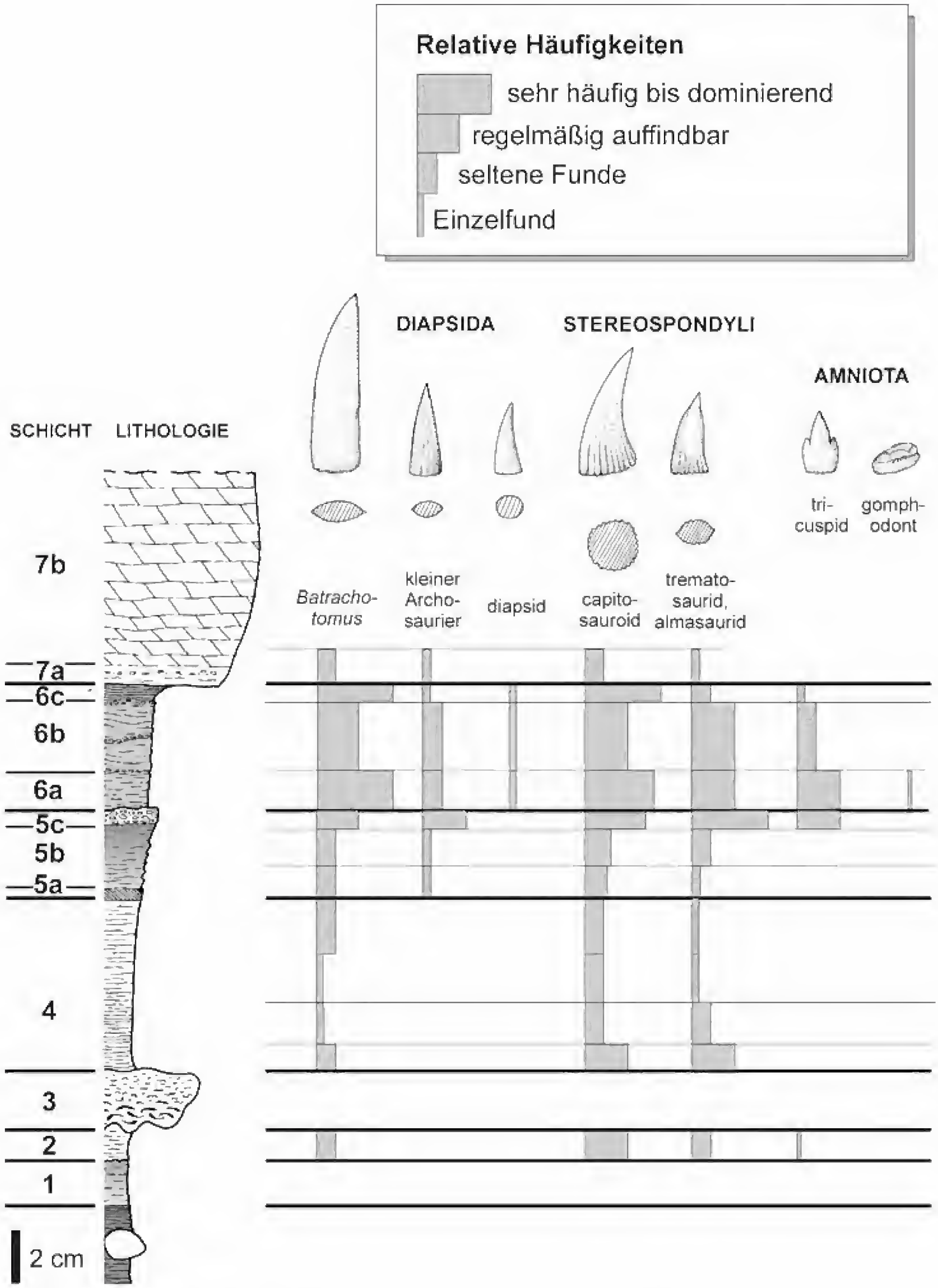


Abb. 8. Relative Fundhäufigkeiten verschiedener Tetrapoden-Zähne in den Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten im Steinbruch SCHUMANN. Siehe Angaben in Abb. 6.

reits von Wild (1980) in Kupferzell-Bauersbach und bei Wolpertshausen nachgewiesen und später (Wild 1998) als von ursprünglichen Cynodontiern stammend gedeutet. Eine Verwechslung mit den tricuspiden Zähnen juveniler Exemplare des „prolacertiformen“ Diapsiden *Tanystropheus* kann aber zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht ganz ausgeschlossen werden. Es fehlen noch vergleichend-odontologische Studien unter Einbeziehung artikulierter Skelette. Ursprüngliche Pterosaurier können auch mehrspitzige Zahntypen tragen (etwa die Gattung *Eudimorphodon*), doch diese scheiden aufgrund beträchtlicher morphologischer Unterschiede aus. Stratigraphische Gründe (erstes Vorkommen im Nor) sprechen auch dagegen, obwohl das bei solchen Gruppen ein sehr unzuverlässiges Kriterium ist.

- Cynodontia indet. – Den gomphodonten Cynodontiern zuzuordnende Zähne mit Kauflächen und säugerähnlichen „Cingula“ sind aus der grauen Schicht (6) mit einem einzigen Exemplar nachgewiesen, was dem unermüdlichen Einsatz von A. Lehmkuhl zu verdanken ist. Wenige Exemplare dieses Zahntyps sind auch bei den Grabungen in Kupferzell-Bauersbach und Michelbach an der Bilz gefunden worden (R. Wild, mündl. Mitt. 1999).

5. Diskussion

Die bisher vorliegenden taphonomischen Befunde erlauben sicher keine abschließende Deutung der untersuchten Fossilfundstelle bei Vellberg. Vielmehr geben sie Hinweise, wo weitere, detailliertere Untersuchungen vonnöten sind und welchen Fragen man gezielter nachgehen sollte. Trägt man die bisherigen Beobachtungen zusammen, ergibt sich allerdings ein Bild, das bestehende Vorstellungen über die Lebensräume im Unterkeuper konkreter formulieren und kritischer diskutieren läßt.

5.1. Bonebeds

(Abb. 10)

Das Vorkommen von Bonebeds im strengen Sinne ist bisher nicht mit den reichen Tetrapoden-Lagerstätten des Unterkeupers in Verbindung gebracht worden. Immerhin aber haben Hagdorn & Reif (1988) die Wirbeltierlager der Unteren Grauen Mergel unter der Überschrift ‚Bonebeds‘ aufgelistet. Der Vertebratensand am Top von Schicht 5 ist zweifellos ein Bonebed im klassischen Sinne, das in vielen Zügen dem Grenzbonebed gleicht. Es ist sicher weniger komplex, als es lediglich eine – wenn auch variabel mächtige – Lage umfaßt.

Die Fauna dieses Bonebeds ist verschieden von der des Grenzbonebeds und jener der Muschelkalk-Bonebeds, vor allem durch den Gehalt an terrestrischen Gruppen (Rauisuchier, kleine Archosaurier, Cynodontier, diverse Amphibien). Damit allein läßt sich aber wenig anfangen, solange taphonomische Befunde und letztlich die Genese der Fossillager unberücksichtigt bleiben. Eine Ausnahme mögen Ostrakoden und Characeen-Oogonien bilden, die von Urlichs (1982) zur Interpretation bestimmter Abschnitte des Unterkeuper-Profils herangezogen wurden. Eine entsprechende Bearbeitung der Proben aus dem Schumann’schen Steinbruch bleibt einer späteren Untersuchung vorbehalten.

Entscheidend ist die getrennte Analyse des eigentlichen Vertebratensandes und seiner Oberfläche, sowie der hangenden und liegenden, fossilreichen Lagen. Ähnlich der Situation in der Beckenrandfazies des Grenzbonebeds (Reif 1971) ist es bemerkenswert, daß die Oberfläche des hier untersuchten Bonebeds eine von der des Vertebratensandes verschiedene Fauna beherbergt, in der außerdem deutlich weniger umgelagerte Knochen vorkommen und für die sich zahlreiche Hinweise auf die rasche Einbettung von am Ort oder in unmittelbarer Nähe zerfallenen Skeletten finden lassen.

Interpretation. – Die knochenreiche Oberfläche des Bonebeds wurde anscheinend rasch mit einem tonigen Leichentuch versiegelt, das mehrere Zentimeter Mächtigkeit annehmen kann. Anders läßt sich nicht erklären, wieso Knochen und vertikal stehende thekodonte Zähne auf der Bonebedoberfläche bis tief in die Schichten 6 und 7 hineinragen können. Das bedeutet wohl, daß nicht nur Schicht 6, sondern auch zumindest die mergelige Basis der Anoplophora-Dolomite verhältnismäßig schnell abgelagert wurde. Daraus läßt sich ferner ableiten, daß die Grenzfläche zwischen Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten keinen scharfen Schnitt im Sedimentationsregime bedeutet. Die für die Genese der Anoplophora-Dolomite vermutete Transgression (Aigner & Bachmann 1990) kann also nur sehr allmählich erfolgt sein. Eine erosive Untergrenze fehlt ja, der Übergang von den grauen Tonsteinen in die braunen Mergel und Dolomite ist kontinuierlich.

Die Bonebeds im Oberen Muschelkalk und das Grenzbonebed werden seit Aigner (1985) und Reif (1985) als Sturmablagerungen gedeutet. Geringe Nettosedimentationsraten und die Bildung von Vertebratensand sind dafür die Hauptargumente (Hagdorn & Reif 1988). Beides kennzeichnet auch das Bonebed der Schicht 5. Eine Beobachtung, die auch in anderen Bonebeds gemacht wird, ist das Auftreten von unzerbrochenen und nicht abgeriebenen Knochen mitten im und vor allem am Top des Vertebratensandes. Sie werden als Anzeiger für ein einziges Sturmereignis gedeutet, in dessen Verlauf frisch abgesaigerte Wirbeltierknochen in das Sturmsediment miteingeschlossen wurden.

5.2. Autochthone Wirbeltierlagerstätten
(Abb. 10)

Die Befunde aus den Schichten 5 und 6 sowie aus dem Top von Schicht 7 lassen vermuten, daß die meisten darin enthaltenen Wirbeltierreste vor ihrer Einbettung nicht umgelagert wurden. Es gibt zwar durchaus Knochen und Zähne mit glatten Bruchkanten, doch sind diese weit seltener als auf der Oberfläche des Bonebeds oben in Schicht 5 oder in den Schichten 2–4. Auch wenn der Artikulationsgrad in diesen Lagen lateral schwankt, ist er doch regelmäßig höher als in allen anderen Schichten. In folgenden Horizonten wurden artikulierte bis disartikulierte Skelettreste gefunden:

1. – Etwa in der Mitte der Schicht 5, deutlich unterhalb des Bonebeds, bevorzugt in dunkelbraunem, ungeschichtetem Tonstein bis Mergel. Es fanden sich Skelettreste von *Gerrothorax*, *Plagiosuchus*, *Mastodonsaurus* und *Nothosaurus*, sowie Schädelreste von Trematosauriden. Skelettreste stammen also überwiegend von aquatischen Tetrapoden, allerdings wurde 1985 auch ein Skelettrest von dem Rauisuchier *Batrachotomus* gefunden. Auffallend ist, daß diese braune Schicht kaum Schuppen enthält und daß sich um die artikulierten Skelettreste üblicherweise nur vereinzelt fremde Knochen scharen, ganz im Gegensatz zu Schicht 6. Das spricht für relativ ruhige Sedimentationsbedingungen und geringe oder gar keine Aufarbeitung. Präfossilisation ist in Schicht 5 bisher nicht nachgewiesen. Ein etwa 60 cm langer Schädel von *Mastodonsaurus* wurde auf dem Dach liegend angetroffen, die höchst wahrscheinlich

dazu gehörenden Unterkieferäste fanden sich etwa zwei Meter südlich vor der Schnauzenspitze in überkreuztem, also leicht disloziertem Zustand. Einzelne kleinere Randzähne und die meisten Fangzähne waren aus dem Kiefer herausgelöst und wenige Zentimeter in gleicher Richtung verdriftet worden. All das bezeugt eine Strömung in südlicher Richtung, die aber nicht ausreichte, um das Skelett völlig aufzulösen. Grundsätzlich ähnliche Befunde liegen von *Nothosaurus*, *Gerrothorax* und *Plagiosuchus* vor. Diese Vergesellschaftung bezeugt, dass Sauropterygier und Stegocephalen im Oberen Lettenkeuper in denselben Ablagerungsräumen zu finden sind, wenn auch die Häufigkeit der marinen Reptilien sehr eingeschränkt ist. Die Vergesellschaftung von mehr oder weniger artikuliert erhaltenen terrestrischen und marinen Tetrapoden kann eigentlich nur bedeuten, dass *Nothosaurus* auch in flache, sehr küstennahe Bereiche vorgedrungen ist.

2. – Im unteren Drittel der Schicht 6, bevorzugt entlang einer einzigen Schichtfläche, die auffällig stark mit Limonit angereichert ist. Die meisten Skelettreste liegen in lockerem Verband vor, es kommen artikulierte Reste von *Mastodonsaurus*, *Kupferzellia* und dem Trematosauriden vor. Die Skelettreste bilden lose Nester von mehreren Dezimetern bis wenigen Metern Durchmesser. In diesen Ansammlungen haben sich zahlreiche isolierte Knochen angereichert, die oft präfossilisiert waren. Am häufigsten sind planare Knochen von Amphibien und Osteoderme von kleinen Archosauriern. In besonders großen Nestern konzentrieren sich zudem abgerollte Wirbelkörper und große Fangzähne von Stegocephalen, insbesondere von *Mastodonsaurus*. Die knochenreichen Schichten enthalten zahllose Schuppen und kleine Zähne, darunter tricuspide Zähnchen. Dies spricht für höhere Wasserenergie als in Schicht 5, allerdings handelt es sich nicht um einen Vertebratensand im strengen Sinne. Neben den phosphatischen Komponenten treten nämlich immer wieder Muscheln der Art *Unionites brevis* auf.

3. – Im oberen Drittel der Schicht 6 und ganz besonders an der Grenzfläche zwischen den Schichten 6 und 7, finden sich vereinzelt Schädel von *Mastodonsaurus* in verschiedenster Größe sowie selten Skelette von Almasauriden, Trematosauriden und dem Rauisuchier *Batrachotomus*. Ähnlich wie im letzten Fall kann diese Lage örtlich reich an Schuppen und Zähnen sein, insbesondere Fangzähnen von Amphibien und großen thekodonten Zahnkronen. Es sind also ähnliche Ablagerungsverhältnisse wie im unteren Drittel der Schicht 6 anzunehmen. Stellenweise, aber viel begrenzter als am Top von Schicht 5, treten am Top der fundreichen Schicht Bonebeds auf.

4. – Im oberen Drittel von Schicht 7 schaltet sich eine mergelige, schlecht geschichtete Lage mit Schill und Knochensplittern ein, die nesterweise *Mastodonsaurus*-Reste enthält. 1998 wurde darin ein teilweise zusammenhängendes Skelett von *Mastodonsaurus* gefunden.

5. – An der Grenzfläche zwischen Schicht 7d und den darüberliegenden Mergeln, also im unteren Drittel der Anoplophora-Dolomite, finden sich regelmäßig, aber nicht häufig Skelettreste von *Batrachotomus* und *Mastodonsaurus*. Die meisten Funde waren nach Aussage der Finder disloziert, aber noch soweit im Verband, daß man von individuellen Skeletten sprechen kann. Hervorzuheben ist, daß Schuppen und Zähne anders als in Schicht 6 nicht häufiger um Skelettreste konzentriert gefunden werden als andernorts; insgesamt sind diese viel seltener als in den liegenden Horizonten. Überhaupt fehlen besonders ausgewiesene, schuppenreiche Lagen gänzlich. Es handelt sich also damit um einen von den meisten anderen Wirbeltier-führenden

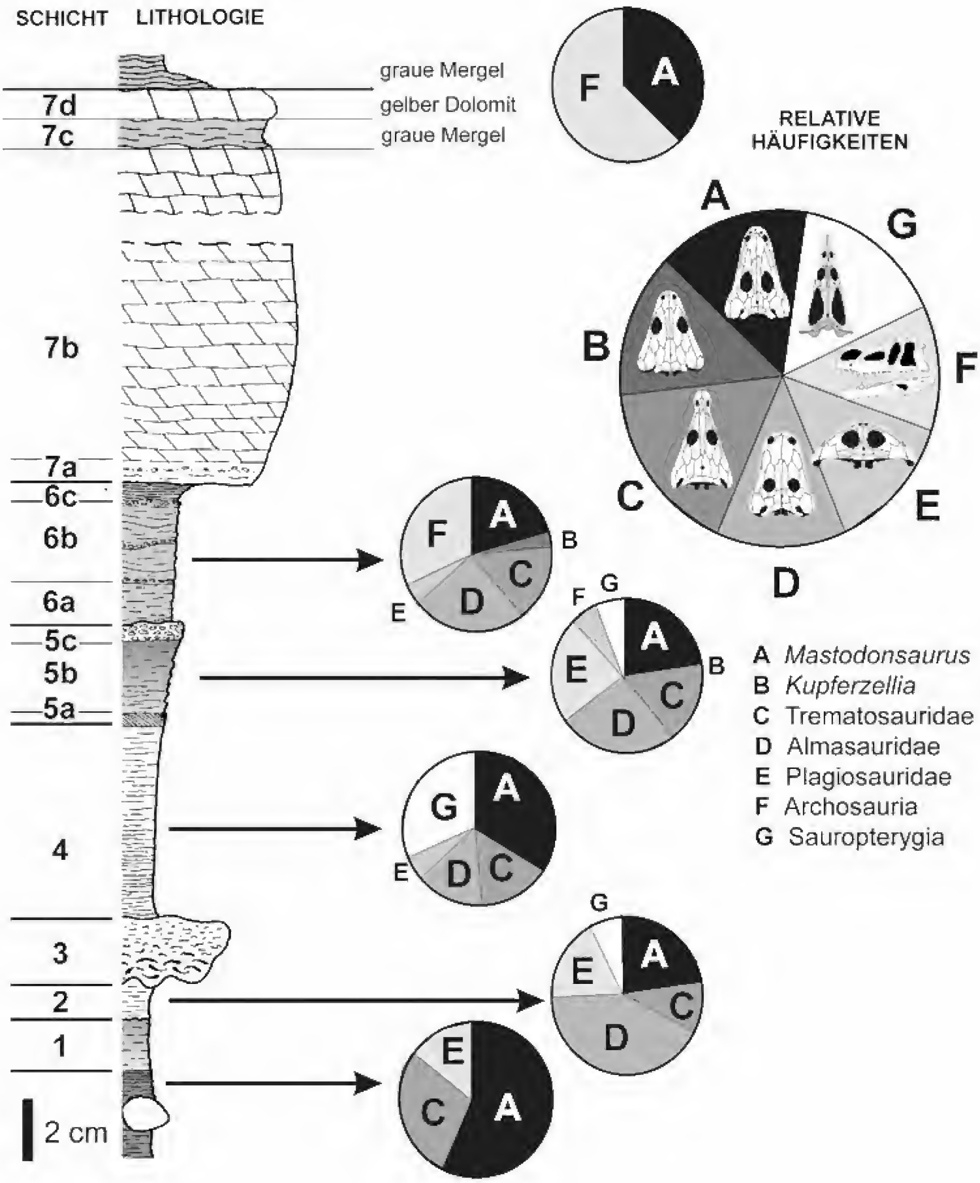


Abb. 9. Relative Häufigkeiten der wichtigsten Wirbeltiergruppen in den Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten im Steinbruch Schumann. Berücksichtigt sind nur Skelettreste und frisch abgelagerte Knochen; umgelagerte Knochen und Einzelzähne wurden von der Erhebung ausgeschlossen.

Schichten deutlich verschiedenen Lagerstättentyp, der sich durch das Vorkommen von Skelettresten auszeichnet. Das Fehlen von marinen Reptilien, vor allem Nothosauriden, ist bemerkenswert. Diese müßte man eigentlich erwarten, wenn die Deutung der Dolomite als Absatz transgressiver Phasen zutreffend wäre. Am ehesten ähnelt dieses Vorkommen dem der braunen Tonmergel innerhalb der Schicht 5, ist aber artenärmer und noch deutlicher auf Nester beschränkt.

Interpretation. – Den fünf aufgelisteten skelettführenden Schichten ist gemeinsam, daß in ihnen regelmäßig zusammenhängende Wirbeltierreste auftreten, die keiner stärkeren Strömung und wohl keinem längeren Antransport ausgesetzt waren. Diese Lagen bilden im Gesamtpaket der Unteren Grauen Mergel klar die Ausnahme, und sind jeweils auf wenige Zentimeter dünne Horizonte beschränkt. Dazwischen dominieren Sedimente mit Wirbeltierresten, die unter deutlich höherer Wasserenergie zur Ablagerung gekommen und viel fragmentarischer sind.

Zahlreicher als ihre Gemeinsamkeiten sind allerdings die Unterschiede zwischen den skelettführenden Horizonten. Schicht 5 beherbergt das breiteste Artenspektrum, das von Nothosauriden bis hin zu terrestrischen Rauisuchiern reicht. Erstere müssen vom Meer her in den Ablagerungsraum gelangt sein, letztere können nur über Flußeintrag eingeschwemmt worden sein. Die Lebensräume dieser beiden Gruppen waren also sicher benachbart, wenn auch nicht deckungsgleich. Den skelettführenden Horizonten von Schicht 6 fehlen Nothosauriden fast gänzlich (nur weit verdriftbare Zahnkronen sind nachgewiesen) und der Anteil an Plagiosauriern ist geringer; artikulierte Reste fehlen von beiden Gruppen. Das Artenspektrum der anderen Amphibien ist um die Almasauriden bereichert und scheint differenzierter zu sein, als in Schicht 5, was dafür spricht, daß man dem Lebensraum dieser Arten in Schicht 6 näher ist als in Schicht 5. Neben *Mastodonsaurus* treten zwei kleinere Stereospondylen in fast gleicher Häufigkeit auf, *Kupferzellia* und der neue Trematosauride. Die Almasauriden sind zwar seltener, aber regelmäßig in Einzelresten auffindbar; vermutlich sind ihre Knochen in der unteren skelettführenden Lage von Schicht 6 allochthon, während aus der oberen Lage zwei Skelettreste und ein kompletter Schädel bekannt sind, was für größere Nähe zum eigentlichem Lebensraum spricht.

5.3. Allochthone Wirbeltierlagerstätten
(Abb. 10)

Das Fehlen von Skeletten sowie der fragmentarische und abgerollte Zustand der Knochen deuten auf eine weitere Verfrachtung der Skelettelemente hin. Der relativ kleinen Anzahl größerer Schädelreste (Basis der Schichten 4 und 5) steht eine große Zahl an zerbrochenen Einzelknochen gegenüber, die bei ihrer Einbettung völlig aus dem Skelettverband herausgelöst waren. Es besteht also ein grundsätzlicher Unterschied zu den Lagen der Schichten 5, 6 und 7, in denen Skelettreste und gut erhaltene Schädel gefunden wurden. Andererseits deutet das Fehlen von Vertebratensanden auf eine im Vergleich zu den Bonebeds der Schichten 5 und 6 geringere Wasserenergie hin. Der relativ hohe Anteil an Zähnen in vielen Lagen der Schichten 2, 4 und 5 bezeugt, daß vor allem widerstandsfähige Reste verfrachtet wurden. Es finden sich noch andere Hinweise auf eine fortgeschrittene Frachtsonderung: es häufen sich meist entweder plattige oder zylindrische Knochenbruchstücke auf einer Fläche, wobei beispielsweise Claviculae unterschiedlichster Arten nebeneinander liegen. Grundsätzlich lassen sich zwei verschiedene allochthon gebildete Horizonte mit reicher Wirbeltierfauna erfassen.

1. – In Schicht 2, meist konzentriert auf deren Top, häufen sich *Acrodus*-Zähne und kleine Knochenbruchstücke von Amphibien. Plagiosaurier (vor allem Osteoderme von *Gerrothorax*) sind fast ebenso häufig wie langschnäuzige Stegocephalen. Auffallend ist, daß große Knochen von *Mastodonsaurus* fehlen, während immer wieder isolierte Reste kleinerer Individuen auftreten. Viel häufiger sind allerdings plattige Knochen von *Kupferzellia* und dem neuen Trematosauriden, vorzugsweise

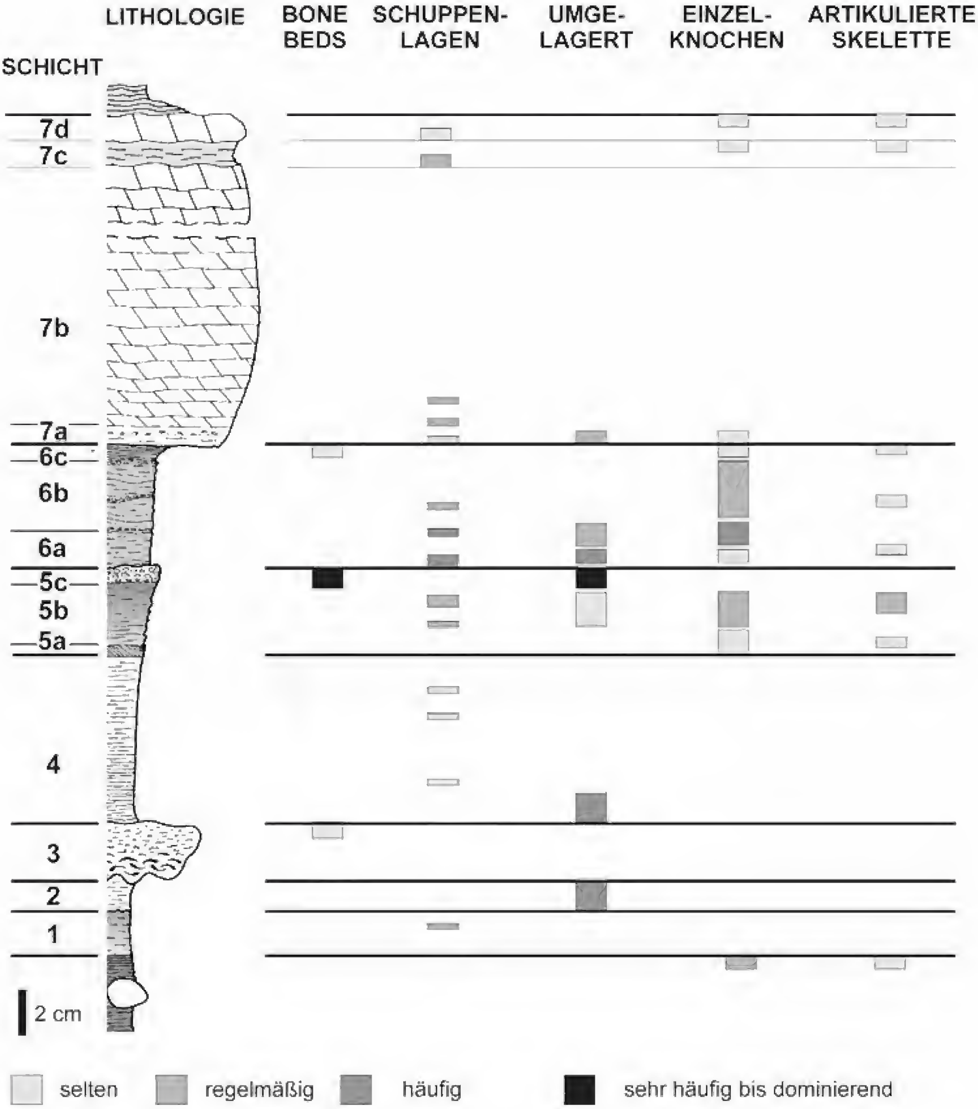


Abb. 10. Artikulationsgrad und Zustand von Wirbeltierresten in den wirbeltierreichen Schichten der Unteren Grauen Mergel und Anoplophora-Dolomite im Steinbruch SCHUMANN.

Clavicluae, Interclaviculae, und planare Schädelknochen. Wirbelkörper und andere zylindrische Elemente sind selten, kommen aber vor und sind dann stark abgeschliffen. Diese Befunde bezeugen längeren Transport von Knochen und eine ausgeprägte Frachtsonderung nach hydrodynamischen Gemeinsamkeiten.

Zwei weitere Befunde sind hier von Bedeutung: erstens finden sich vorzugsweise leichte Knochen, die weit verfrachtet werden konnten. Dies sind entweder kleine zylindrische oder beliebig große planare Knochen von den relativ schwach verknöcherten Amphibien *Kupferzellia* und dem Trematosauriden, sowie kleine, leichte Osteoderme von *Gerrothorax*. Viel dickere und damit schwerere Knochen haben (gemessen an gleich großen Individuen) *Mastodonsaurus* und *Plagiosuchus.* Von diesen finden sich also nur die leichtesten Elemente verhältnismäßig kleiner Exemplare. Ein zweiter Befund ist, daß Osteoderme von kleinen Archosauriern, die generell seltener sind als in Schicht 6, stets starken Abrieb zeigen. Dies spricht für weiten Antransport und damit größere Entfernung vom Land.

2. – In Schicht 6 findet sich eine hohe Konzentration von isolierten Knochen in allen Größenklassen und Vollständigkeitsgraden. Die meisten der größeren Knochen sind fragmentarisch. Die Bruchflächen sind oft glatt und sprechen für Präfossilisation, gleiches gilt für Zähne und Koprolithen; es treten allerdings auch zahlreiche große Knochen mit gesplitterten, also frischen Bruchflächen, auf. Im Unterschied zu Schicht 2 ist Abrieb makroskopisch nicht zu beobachten. Auffällig ist der Reichtum an hervorragend erhaltenen Osteodermen kleiner Archosaurier und das Vorkommen wahrscheinlich zugehöriger Rumpf- und Schwanzwirbel, deren gut erhaltene zerbrechliche Fortsätze für kurze Transportwege und eine nicht allzu hohe Wasserenergie sprechen. Die Amphibienfauna ist etwas diverser als in Schicht 2 und die Erhaltung ist generell besser, auch wenn viele der Einzelknochen präfossilisiert sind. Die Knochen finden sich entweder in größeren nestartigen Ansammlungen bunt durcheinander gewürfelt (d.h. sowohl taxonomisch als auch ihre Form und ihr Gewicht betreffend). In randlichen Bereichen finden sich vorzugsweise kleinere zylindrische Knochen oder spezifisch leichte Knochenplatten. Diese Befunde bezeugen eine gewisse Frachtsonderung, die aber nicht sehr weit fortgeschritten sein kann.

Interpretation. – Die heterogene Fauna und die ausgeprägte Frachtsonderung lassen darauf schließen, daß die erwähnten Schichten allochthone Fossillagerstätten darstellen. Eine echte Anreicherung durch wiederholte Aufarbeitung scheidet aus, was durch mehrere Lagen, in denen vollständige und unversehrte Bivalven (*Unionites*, *Bakevellia*) vorkommen, unterstrichen wird. Andererseits bezeugt die Häufigkeit vollständiger Wirbel und Rippen von Nothosauriden, daß der Ablagerungsraum sich im marinen Milieu befunden hat. Das Vorkommen von *Mastodonsaurus*, Trematosauriden und *Kupferzellia* ist leider nicht sehr aufschlußreich, da diese Reste häufig präfossiliert sind und außerdem hinsichtlich des Lebensraums keine eindeutige Aussage zulassen. Osteoderme kleiner Archosaurier sind seltener als in der hangenden Schicht 6 und durch längeren Transport stark abgeschliffen; die Skulptur ist oft randlich völlig abgefräst.

Je nach Karbonatgehalt und Glaukonitführung läßt sich auf flachere oder tiefere Bereiche einer von der Küste nicht allzu fernen Lagune oder eines Ästuars schließen. Eine Barriere für marin gebundene Arten wie etwa *Nothosaurus* ist auszuschließen. [Der oft getroffene Vergleich von Nothosauriden mit Robben ist problematisch, da jene kein Ellbogengelenk besitzen, das den Landgang und damit die Überwindung von Barrieren ermöglicht hätte. Die funktionsmorphologischen Ergebnisse von Schmidt (1985) sind meines Erachtens fragwürdig und verdienten eine sorgfältige Neuuntersuchung.]

Hält man sich die Skelettanatomie von *Nothosaurus* vor Augen, ist also kaum anzunehmen, daß die untersuchten Sedimente in abgetrennten brackischen Seen oder Residualsümpfen entstanden sind. Das wird auch durch das Fehlen eindeutiger Anzeiger für Bodenbildung in diesen Horizonten, also etwa Trockenrisse, Calichebildung oder Wurzelhorizonte, bestätigt. Es kommen vielmehr eher größere lagunäre oder ästuarische Lebensräume in Betracht, was von neueren Untersuchungen bestätigt wird (Pöppelreiter 1999). Für ein Verständnis des Ablagerungsraums im süddeutschen Unterkeuper fehlen allerdings noch genauere Untersuchungen, die bestehende Widersprüche, vor allem in der Deutung des Hauptsandsteins, aufklären könnten (BEUTLER et al. 1999; PÖPPELREITER 1999).

In Kupferzell-Bauersbach wurden von R. WILD und M. URLICHS Trockenrisse nachgewiesen und photographisch dokumentiert (WILD 1980, und mündl. Mitteilung). Diese sind mit hangendem Sedimentmaterial verfüllt, in dem auch eine andere Wirbeltier-Fauna enthalten ist (URLICHS 1982). Dort fanden sich allerdings keinerlei Reste von *Nothosaurus*; diese Gattung trat nur in einem Karbonathorizont im Hangenden der Saurierschichten auf. WILD (1980) deutet die fundreichsten Schichten in Kupferzell als limnisch beeinflußte Randbecken, die vermutlich vom eigentlichen marinen Bereich abgetrennt waren.

6. Dank

Diese Arbeit wäre ohne die Unterstützung von Herrn Schumann, dem Besitzer des Steinbruchs, unmöglich gewesen. Seine Mitarbeiter leisteten vielfältige technische Hilfe, die bei der Bergung größerer Funde von großem Nutzen war. Den Leitern des DFG-Projektes „Lettenkeuper-Tetrapoden“ (WI 1856), Dr. R. Wild und Prof. J. A. Boy, danke ich für ihr Engagement und für zahlreiche Diskussionen. N. Adorf, A. Lehmkuhl, J. Wegele, A. Gottmann, S. Siegel, Dr. J. Weinstock ermöglichten mit großem Einsatz die Durchführung der Grabung, und für deren Freistellung bin ich Dr. R. Wild, Dr. M. Urlichs und Dr. R. Ziegler zu Dank verpflichtet. Die Bergung eines Skeletts im Gipsmantel wurde von P. Riederle vorgenommen, für dessen Bereitstellung ich Dr. E. Heizmann danke. Das Naturkundemuseum und die DFG übernahmen Teile der angefallenen Reisekosten. Das Landesdenkmalamt Baden-Württemberg erteilte auf Anfrage von Dr. Wild umgehend eine Grabungserlaubnis. Für fachliche Diskussionen bzw. Einsicht in Fundmaterial danke ich Dr. M. Warth, Dr. h.c. H. Hagdorn, W. Kugler und Dr. M. Weinert. Von meinen Tübinger Kollegen Dr. M. Maisch und Dipl.-Geol. A. Matzke erhielt ich einige wertvolle Hinweise. A. Bartholomä, T. Haubold, H. M. Salomon und F. Ullmann sorgten für technischen Beistand und gaben viele hilfreiche Hinweise. Die Durchsicht des Manuskriptes erledigten Dr. R. Wild und Dr. G. Bloos.

7. Literatur

AIGNER, T., BACHMANN, G. & HAGDORN, H. (1990): Zyklische Stratigraphie und Ablagerungsbedingungen von Hauptmuschelkalk, Lettenkeuper und Gipskeuper in Nordost-Württemberg (Exkursion E am 19. April 1990). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **72**: 125–143; Stuttgart.

AIGNER, T. & BACHMANN, G. (1992): Sequence stratigraphic framework of the German Triassic. – Sediment. Geol., **80**: 115–135; Amsterdam.

AUST, H. (1969): Lithologie, Geochemie und Paläontologie des Grenzbereiches Muschelkalk-Keuper in Franken. – Abh. naturwiss. Ver. Würzburg, **10**: 3–155; Würzburg.

BADER, E. (1936): Zur Stratigraphie und Bildungsgeschichte des Unteren Keupers zwischen Ostwürttemberg und Unterfranken. – Abh. geol. Landesunters. Bayer. Oberbergamt, **24**: 1–72; München.

BEUTLER, G., HAUSCHKE, N. & NITSCH, G. (1999): Faziesentwicklung des Keupers im Germanischen Becken. – *In*: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt, pp. 129–174; München (Pfeil).

BRUNNER, H. (1973): Stratigraphische und sedimentpetrographische Untersuchungen am Unteren Keuper (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F., **70**: 1–86; Stuttgart.

– (1977): Zur Stratigraphie und Sedimentpetrographie des unteren Keupers (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **59**: 169–193; Stuttgart.

– (1980): Zur Stratigraphie des unteren Keupers (Lettenkeuper, Trias) im nordwestlichen Baden-Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **62**: 207–216; Stuttgart.

– (1995): Geologie und Tektonik im Bereich der Vellberger Störungszone (GK 25: Blatt 6925 Obersontheim). – Jber. oberrhein. geol. Ver., N. F., **80**: 483–516; Stuttgart.

Brunner, H. & Bruder, J. (1981): Standardprofile des Unteren Keupers (Lettenkeuper; Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **72**: 125–143; Stuttgart.

Fraas, E. (1889): Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. – Palaeontographica, **36**: 1–158; Stuttgart.

– (1896): Die schwäbischen Trias-Saurier. 18 pp.; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1913): Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias. – Palaeontographica, **60**: 275–294; Stuttgart.

Frank, M. (1928): Zur Stratigraphie und Bildungsgeschichte der Lettenkohle zwischen Südwürttemberg und dem Kettenjura. – Cbl. Min. Geol. Paläont., **1928**: 465–473, 481–497; Stuttgart.

Gower, D. J. (1999): The cranial and mandibular osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **280**: 1–49; Stuttgart.

Grossmann, F. (2001): *Nothosaurus* aus dem Lettenkeuper. – Dipl.arb. Univ. Tübingen.

Hagdorn, H. (1980): Saurierreste aus dem Lettenkeuper im Landkreis Schwäbisch Hall (I). – Der Haalquell, **32**: 21–23; Schwäbisch Hall.

– (1988): Der Lettenkeuper von Gaildorf. – *In*: Weidert, K. (Hrsg.): Klassische Fossilfundstellen der Paläontologie, **1**: 54–61; Korb (Goldschneck).

Hagdorn, H. & Reif, W.-E. (1988): "Die Knochenbreccie von Crailsheim" und weitere Mitteltrias-Bonebeds in Nordost-Württemberg – Alte und neue Deutungen. – *In*: Hagdorn, H. (Hrsg.): Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim, S. 116–143; Stuttgart (Goldschneck).

Huene, F. v. (1907-08): Die Dinosaurier der europäischen Triasformation. – Geol. u. paläont. Abh., Suppl. vol. I.

– (1922): Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias. – Acta zool., **3**: 395–460; Stockholm.

Jaeger, G. F. (1824): De Ichthyosauri sive Proteosauri fossilis speciminibus in Agro Bollensi in Würtembergia repertis. 14 S., 1 pl.; Stuttgart (Cotta).

– (1828): Über die fossile [sic] Reptilien, welche in Württemberg aufgefunden worden sind. 48 S., 6 Taf.; Stuttgart (Metzler).

Klingler, K. (1914): Die Lettenkohle im westlichen Württemberg. – Prüfungsarb.Württ. wiss. Staatsexamen; Tübingen.

Krebs, B. (1965): *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. – Schweiz. paläont. Abh., **81**: 1–140; Basel.

Meyer, H. v. (1847–55): Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalks mit Rücksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper. 167 S.; Frankfurt (Keller).

Meyer, H. v. & Plieninger, Th. (1844): Beiträge zur Paläontologie Württembergs, enthaltend die fossilen Wirbelthierreste aus den Triasgebilden mit besonderer Rücksicht auf die Labyrinthodonten des Keupers. 132 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

Mundlos, R. & Wegele, J. G. (1978): Die Kupferzeller Sauriergrabung, 14. März bis 3. Juni 1977. Ein Report. – Aufschluß, **29**: 13–19; Heidelberg.

Patzelt, J. (1964): Lithologische und paläogeographische Untersuchungen im unteren Keuper Süddeutschlands. – Erlanger geol. Abh., **52**: 1–30; Erlangen.

Pöppelreiter, M. (1999): Controls on epeiric successions exemplified with the mixed siliciclastic-carbonate Lower Keuper (Ladinian, German Basin). – Tübinger geowiss. Arb., A **51**: 1–116; Tübingen.

Prosi, A. (1922): Beiträge zur Kenntnis der Lettenkohle und des untersten Gipskeupers in Schwaben. – Diss. Univ. Tübingen; Tübingen.

Quenstedt, F. A. (1880): Begleitworte zur Geognostischen Specialkarte von Württemberg, Atlasblatt Hall. 40 pp.; Stuttgart.

Reif, W.-E. (1971): Zur Genese des Muschelkalk-Keuper-Grenzbonebeds in Südwestdeutschland. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **139**: 369–404; Stuttgart.

– (1982): Muschelkalk/Keuper bone-beds (Middle Triassic, SW-Germany) – storm condensation in a regressive cycle. – *In*: Einsele, G. & Seilacher, A. (Hrsg.): Cyclic and Event Stratification, S. 299–325; Berlin (Springer).

Rieppel, O. & Wild, R. (1996): A revision of the genus *Nothosaurus* (Reptilia: Sauropterygia) from the Germanic Triassic, with comments on the status of *Conchiosaurus clavatus*. – Fieldiana, **34**: 1–82; Chicago.

SCHMIDT, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. 461 pp.; Öhringen (Rau).

– (1931): Labyrinthodonten und Reptilien aus den Thüringischen Lettenkohleschichten. – Geol.-paläont. Abh., **18**: 229–276; Berlin.

SCHOCH, R. R. (1997): A new capitosaur amphibian from the Upper Lettenkeuper (Triassic: Ladinian) of Kupferzell (Southern Germany). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **203**: 239–272; Stuttgart.

– (1999): Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **278**: 1–49; Stuttgart.

– (2000): The stapes of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) – structure, articulation, ontogeny, and functional implications. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **215**: 177–200; Stuttgart.

– (2002): A new trematosaurid amphibian from the Middle Triassic (Unterkeuper: Upper Ladinian) of Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturkde.; Stuttgart. – [Im Druck]

SCHOCH, R. R. & WERNEBURG, R. 1998. The Triassic labyrinthodonts from Germany. – Zentralbl. Geol. Paläont., 3, **1998**: 629–650; Stuttgart.

SCHOCH, R. R. & WILD, R. (1999): Die Saurier von Kupferzell – Der gegenwärtige Forschungsstand. – *In*: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt, S. 409–418; München (Pfeil).

SCHOCH, R. R. & MILNER, A. R. (2000): Stereospondyli. – *In*: WELLNHOFER, P. (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie. 203 S.; München (Pfeil).

SCHULTZE, H.-P. (1981): Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **70**: 1–31; Stuttgart.

SCHWARZ, H. U. (1970): Zur Sedimentologie und Fazies des Unteren Muschelkalks in Südwestdeutschland und angrenzenden Gebieten. Diss. Univ. Tübingen, 297 pp.; Tübingen.

SEEGIS, D. (1999): Die Wirbellosen-Fauna des Keupers: Zusammensetzung und ökologische Aussagemöglichkeiten. – *In*: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt, S. 371–382; München (Pfeil).

URLICHS, M. (1982): Zur Stratigraphie des Lettenkeupers (Trias) bei Schwäbisch Hall (Baden-Württemberg). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **64**: 213–224; Stuttgart.

WAGNER, G. (1913): Beiträge zur Stratigraphie und Bildungsgeschichte des Oberen Hauptmuschelkalks und der Unteren Lettenkohle in Franken. – Geol. Paläont. Abh., N. F., **12**: 275–452; Jena.

WALKER, D. A. (1961): Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. – Philos. Trans. roy. Soc. London, B, **244**: 103–204; London.

WARTH, M. (1982): Vorkommen von *Spirorbis* (Annelida, Polychaeta) im Lettenkeuper (Unterkeuper, Obere Trias) von Nordwürttemberg. – Jh. Ges. Naturkde. Württ., **137**: 87–98; Stuttgart.

WEBER, H. (1996): Zur Geschichte des württembergischen Vitriolbergbaus. – Aufschluß, **47**: 49–68; Heidelberg.

WEIGELT, J. (1930): Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. 3. Aufl. 288 S.; Bad Vilbel (Berger). – [Nachdruck]

WILD, R. (1973): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI). (Neue Ergebnisse). – Schweiz. paläont. Abh., **95**: 1–163; Basel.

– (1980): The fossil deposits of Kupferzell, southwest Germany. – Mesozoic Vertebr. Life, **1**: 15–18; San Diego.

– (1998): Zwischen Land und Meer – Saurier der Keuperzeit. – *In*: HEIZMANN, E. P. J. (Hrsg.): Vom Schwarzwald zum Ries, S. 57–66; München (Pfeil).

YATES, A. M. & WARREN, A. A. (2000): The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. – Zool. J. Linn. Soc. London, **128**: 77–121; London.

ZELLER, F. (1908): Beiträge zur Kenntnis der Lettenkohle und des Keupers in Schwaben. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., **25**: 1–125; Stuttgart.

Address of the author:

Dr. R. Schoch, Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität Berlin, Invalidenstr. 43, D-10115 Berlin.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 319	26 S., 12 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 30. 4. 2002

Neufunde und Ergänzungen zur Fortpflanzungsbiologie fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera)

New finds and additions to the reproductive behaviour of fossil damselflies (Insecta, Odonata, Zygoptera)

Von Meinolf Hellmund, Halle (Saale) und Winfried Hellmund, Troisdorf

Mit 12 Abbildungen, 1 Tabelle

Abstract

In former publications we already have documented numerous examples of damselfly-plant interactions, mainly from the Tertiary of Germany and, in two cases, from the Upper Cretaceous of the Czech Republic. In the present paper we give further examples of zygopteran egg-sets which recently came up in different collections.

A specimen from the Lower Miocene of Berzdorf (Lusatia, Saxony) was recently discovered during field work in an open coal mine. The other specimens described and figured here have also a Lower Miocene Age (MN5) and originate from the locality Randecker Maar (Southwest Germany). In both sites, Berzdorf and Randecker Maar, the fossil egg-sets are the only evidence for the presence of the Suborder Zygoptera in the fossil insect fauna, due to biostratinomical reasons. Because of the rapid decomposition of such filigree animals after death, they rarely become fossil. For the first time, egg-sets of the „Lestid Type“ are documented in a monocotyledon leaf. A detailed overview of the hitherto published specimens of fossil egg-sets is compiled (table 1).

Zusammenfassung

In früheren Publikationen haben wir bereits über fossilgewordene Interaktionen zwischen Zygopteren (Kleinlibellen) und Pflanzen verschiedener Lokalitäten berichtet, die stratigraphisch aus dem Tertiär Deutschlands bzw. der Oberkreide Böhmens (Tschechische Republik) stammten. Hier werden weitere Fossildokumente von Zygopteren-Eigelegen vorgestellt, die in unterschiedlichen Sammlungen zu Tage kamen.

Ein Exemplar aus dem Untermiozän der Oberlausitz (Freistaat Sachsen) wurde kürzlich im Braunkohlentagebau Berzdorf (Baufeld II) gefunden. Andere Fundstücke, ebenfalls untermiozänen Alters, kommen von der Lokalität Randecker Maar. Sowohl in Berzdorf als auch in der Fundstelle Randecker Maar repräsentieren allein die Eilogen von Zygopteren diese Insekten-Unterordnung in der jeweiligen fossilen Insektenfauna. Offenbar zerfallen Larven und Imagines nach dem Tode so rasch, daß sie nur selten fossil werden. Erstmalig werden Eilogen

vom „Lestiden-Typ“ auf einem Monokotylenblatt festgestellt. Eine ausführliche Tabelle der bislang von uns bearbeiteten Fundstücke wird beigegeben (Tab. 1).

1. Einleitung

In den vergangenen Jahren haben wir über Interaktionen zwischen Zygopteren und Pflanzen berichtet und dabei die beobachteten fossilen Gelegemuster mit solchen von rezenten Taxa verglichen und diesen soweit wie möglich zugeordnet. Diesbezügliche Aktuostudien ermöglichten es, auch den Eiablagevorgang der fossilen Objekte

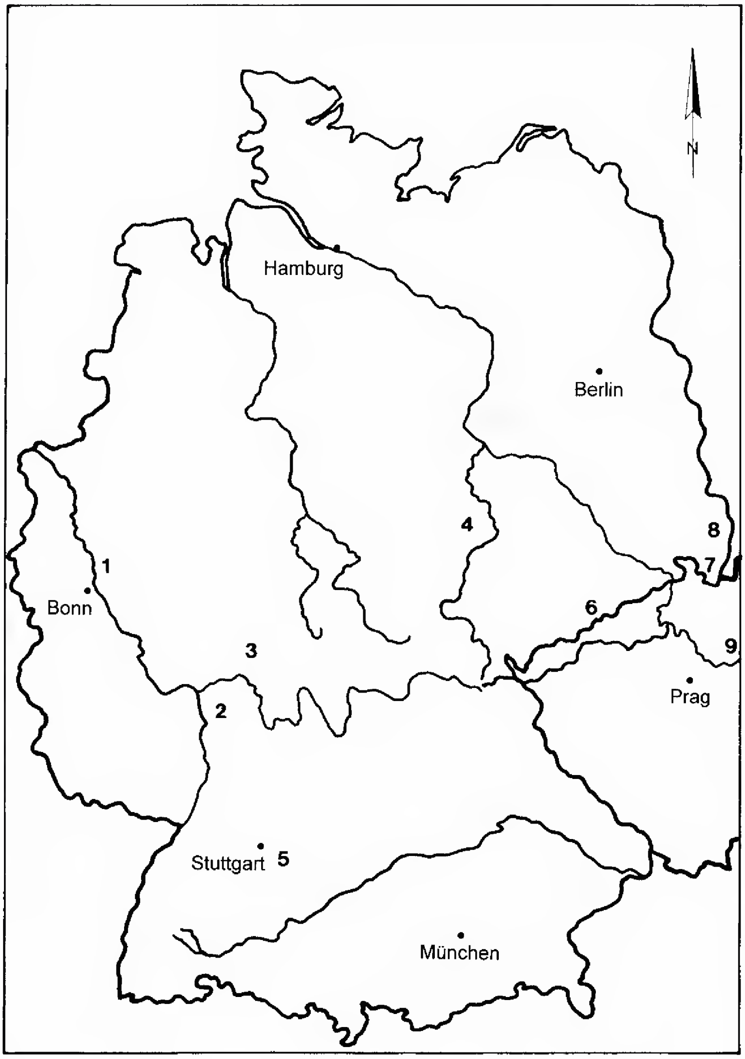
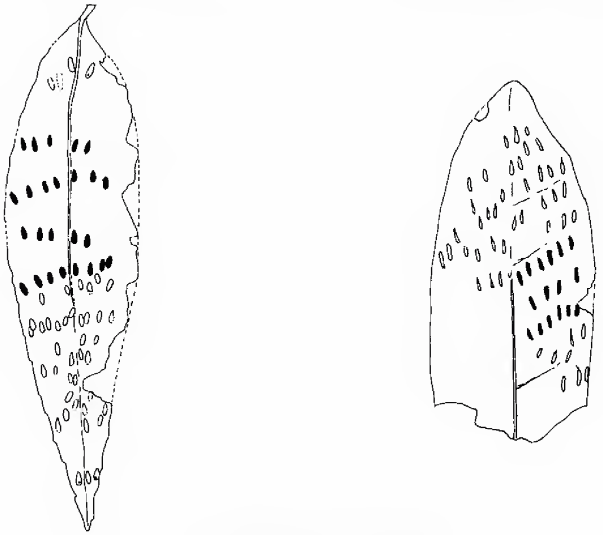


Abb. 1. Fundstellen von Zygopteren-Eigelegen in der Bundesrepublik Deutschland und der Tschechischen Republik: 1 Rott, 2 Messel, 3 Salzhausen, 4 Geiseltal, 5 Randecker Maar, 6 Hammerunterwiesenthal, 7 Seifhennersdorf, 8 Berzdorf, 9 Vyserovic, Kounic.

„Coenagrioniden-Typ“

I. „Zickzackmodus“ II. „Bogenmodus“



„Lestiden-Typ“

I. „Einzelreihenmodus“ II. „Doppelreihenmodus“

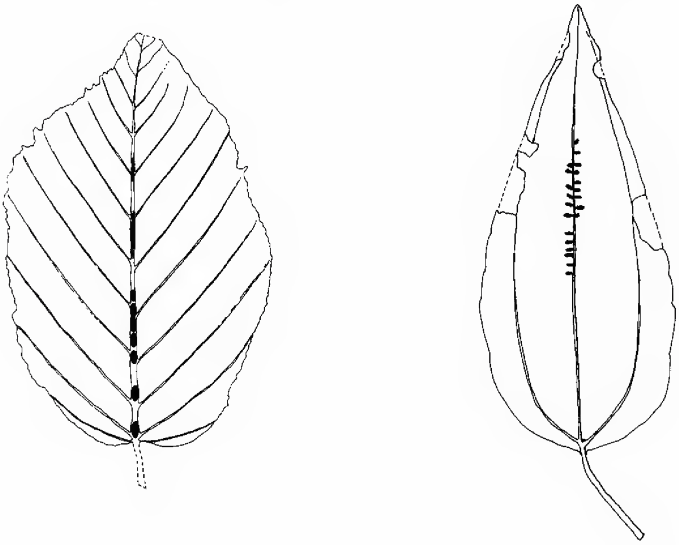


Abb. 2. Die bislang unterscheidbaren Eiablage-Typen fossiler Zygoptera (kompiliert nach Hellmund, M. & Hellmund, W., Stand 2002, Zeichnungen in unterschiedlichen Maßstäben).

weitgehend zu rekonstruieren. Es zeigten sich dabei zunächst eher unerwartete, eindrucksvolle Parallelen hinsichtlich der Körpergröße der fossilen und rezenten Verursacher. Einzelne fossile Gelege ließen sich sogar mit rezenten („Coenagrioniden-Typ") in einzelnen Details nahezu zur Deckung bringen (HELLMUND, M. & HELLMUND, W. 1996 a: 169, Abb. 22). Die beiden bislang ältesten Belege stammen aus dem Cenoman Böhmens (Tschechische Republik), diejenigen aus dem Tertiär aus dem unteren bzw. oberen Mitteleozän (Messel, Geiseltal), aus dem Unteroligozän (Hammerunterwiesenthal), aus dem Mitteloligozän (Seifhennersdorf), aus dem Oberoligozän (Rott), aus dem Untermiozän (Randecker Maar) und aus dem Mittelmiozän (Salzhausen) aus Deutschland. POSCHMANN et al. (2000) melden einen Fund aus Burgbrohl-Kunkskopf (ca. Wende Oligozän/Miozän), der als „Coenagrioniden-Typ" bestimmt wird, jedoch nicht näher charakterisiert bzw. abgebildet wird.

Sowohl durch neuere Aufsammlungen (Oberlausitz, Freistaat Sachsen) als auch durch Recherchen in den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart, des Forschungsinstitutes Senckenberg Frankfurt am Main und des Institutes für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum (Halle/Saale) sind weitere Blätter bzw. Blattfragmente mit fossilen Eigelegen von Zygopteren hinzugekommen, die im folgenden bildlich dokumentiert, beschrieben und interpretiert werden.

Von der Fundstelle Randecker Maar lagen bisher bereits zwei fossile Zygopteren-Gelege vor (HELLMUND, M. & HELLMUND, W. 1996 a: Abb. 1 u. 3; 1996 b: Abb. 1 a–b, 2 u. 3), für die Lokalität Berzdorf (Freistaat Sachsen) handelt es sich dagegen um einen Erstnachweis. Dies gilt auch für ein Zygopteren-Gelege („Lestiden-Typ") in einem fossilen Cyperaceen(?)-Blattfragment. Rezente Analoga hatten beispielsweise WESENBERG-LUND (1913) und SCHIEMENZ (1957) bereits bekannt gemacht. Diese Rezentbeispiele wurden von den Autoren um weitere ergänzt (HELLMUND, M. & HELLMUND, W. 1996 b: Abb. 7–8; HELLMUND, M. & HELLMUND, W. 2002 b: Abb. 4–7).

Abkürzungen

IGWuG	Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
NHMG	Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz
SMF B	Forschungsinstitut Senckenberg, Sektion Paläobotanik, Frankfurt am Main
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

2. Beschreibung der Fundstücke

2.1. Monokotylenblatt (? Cyperaceae gen. et sp. indet.)

Abb. 3a–b, 4, 5a–b

Objekt: Parallelnerviges Monokotylenblatt; untere 25 mm umgeknickt, Spitze fragmentär (SMNS 64253 a, b).

Maße des Blattes: Länge 95 mm; Breite unten 6 mm, oben 3 mm.

Gestein: verkieselte, feinlaminierte Gesteinsplatte, enthält weitere fossile Objekte wie Larven von Waffenfliegen und Anisopteren; zum oberen Teil der Platte existiert ein etwa 30 mm langer Gegendruck.

Fundort: Randecker Maar (Abb. 1, Fundpunkt 5); leg. Dr. G. Dietl 1975.

Stratigraphie: Untermiozän, MN 5 (HEIZMANN 1983, HEIZMANN *in* SCHWEIGERT 1998).

Logenanzahl: > 40 (80 ?) Eilogen. – Gelegeansätze: > 3.

Maße der Einzellogen: Länge 1,3 mm, Breite: 0,4–0,5 mm.

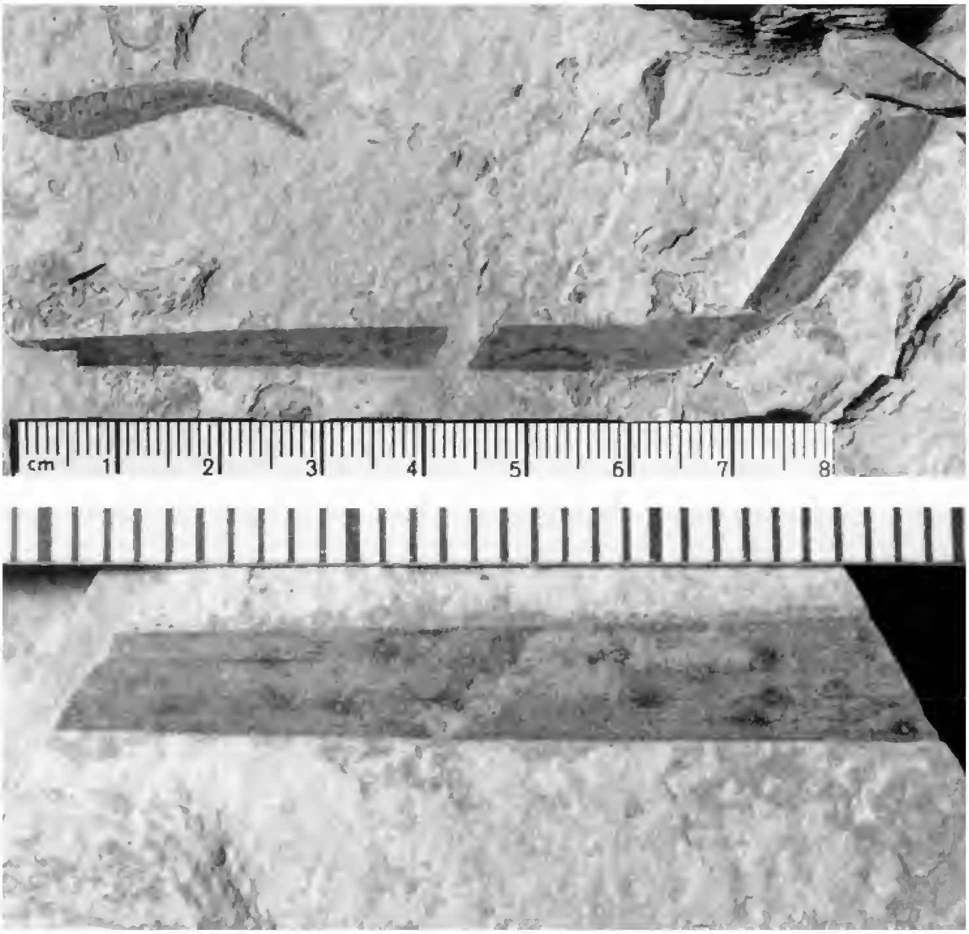


Abb. 3. Parallelnerviges Monokotylenblatt, Cyperaceae (?) gen. et sp. indet., bei der Einbettung teilweise umgeknickt, mit Eilogen vom „Lestiden-Typ“, fossilen Waffenfliegen- und Anisopterenlarven, Randecker Maar, Untermiozän.
a: Gesamtansicht, SMNS 64253a. Foto: E. Scheiner/M. Hellmund.
b: Fragment des Gegendrucks, SMNS 64253b. Maßstab (Teilstrich) = 1 mm.
Foto: E. Scheiner/M. Hellmund.

Bemerkungen. – Auf dem Blatt sind mehrere Längsreihen von Einstichen und um diese dunkle Höfe in Eilogenform erkennbar. Diese liegen größtenteils auf den Längsadern oder unmittelbar daneben. Der Abstand aufeinanderfolgender Einstiche beträgt etwa 2,0–4,0 mm. Ein dunkler Hof um die Einstichstelle entspricht möglicherweise der Eilogenhöhle.

Auf den drei Blattabschnitten sind mindestens je zwei längere dieser Logenreihen zu verfolgen, zwischen und neben diesen kommen kürzere vor.

Ergebnis. – Insgesamt ist der Befund vergleichbar mit rezenten Gelegen aus der Fam. Lestidae, deren Vertreter ihre Eier in Einzelreihen ablegen (z. B. *Lestes sponsa* und *Lestes virens**). Dabei bevorzugen diese parallelnervige Halme bzw. vergleichbare Blattstrukturen.

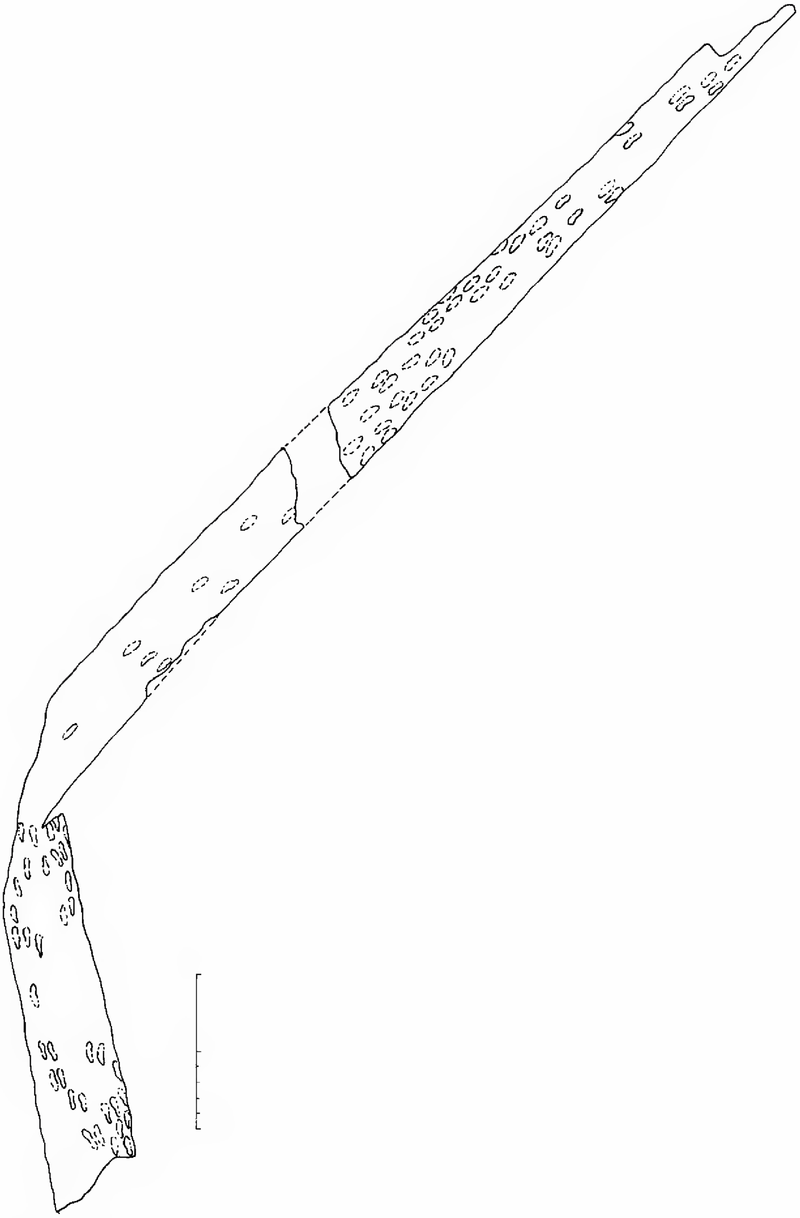


Abb. 4. Das Monokotylenblatt von Abb. 3a, zeichnerisch dargestellt. Es sind sämtliche, auch die weniger deutlich abgedrückten Eilogen dargestellt. Maßstab = 10 mm. Zeichnung: M. HELLMUND.

Die fossilen Gelege werden daher dem „Lestiden-Typ vom Einzelreihenmodus" zugeordnet. Es ist das erste fossile Beispiel dieses Gelegetyps auf einem Monokotylenblatt.

*) Zur Bestimmung rezenter Kleinlibellen (Imagines) wurden u. a. verwendet: STERNBERG & BUCHWALD (1999), SAUER (1994), CHINERY (1979) und SCHIEMENZ (1957).

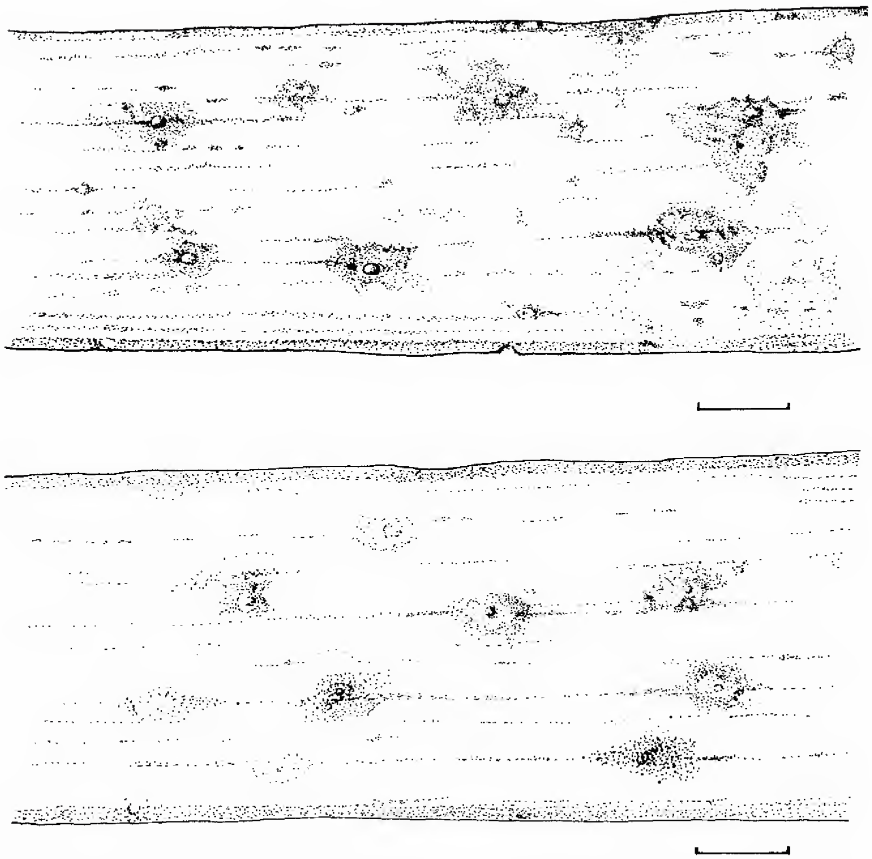


Abb. 5. Das Monokotylenblatt von Abb. 3, zwei Ausschnitte aus dem Gegendruck (Abb. 3 b). Die Umrisse der Eilogen sind unscharf, weil die Erhaltung in dem kieseligen Sediment weniger gut ist als z. B. bei kohliger Erhaltung in Mergel. Die Einstichstelle des Ovipositors, jeweils etwa in der Mitte der Eilogen, ist als rundliches Gebilde deutlich zu erkennen.
a: Abb. 3 b, aus der linken Hälfte. Maßstab = 1 mm. Zeichnung: W. Hellmund.
b: Abb. 3 b, aus der rechten Hälfte. Maßstab = 1 mm. Zeichnung: W. Hellmund.

2.2. Angiospermenblattfragment indet.

Abb. 6a–b

Objekt: Laubblattfragment (? *Acer* sp.) (SMNS 64254).
Maße des Blattes: erhaltungsbedingt nicht ermittelbar.
Gestein: Dysodil (durch Trocknung gewellt).
Fundort: Randecker Maar (Abb. 1, Fundpunkt 5); leg. U. Kohl 1998.
Stratigraphie: Untermiozän, MN 5 (Heizmann 1983, Heizmann *in* Schweigert 1998).
Logenanzahl: ca. 70 Eilogen, je nach Beleuchtung sind diese im oberen Teil des Blattfragmentes deutlich dunkler gefärbt. – Gelegeansätze: > 3.
Maße der Einzellogen: Länge 1,7–1,8 mm, Breite: 0,4–0,5 mm.

Bemerkungen. – Es sind deutliche aus Einzellogen bestehende, morphologisch nahezu ideal ausgebildete Zickzackbänder erkennbar, wie wir sie in analoger Weise bereits von der Lokalität Randecker Maar, Messel, Rott und Salzhausen bekannt ge-

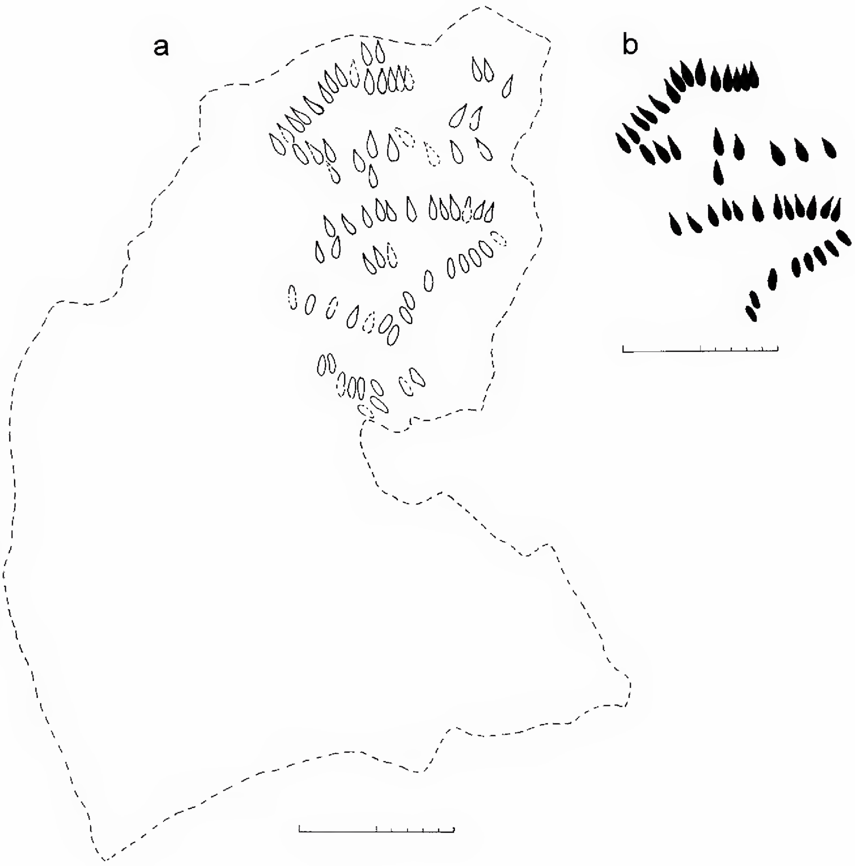


Abb. 6. Angiospermenblattfragment indet. (? *Acer* sp.) mit einem Zygopteren-Gelege des „Coenagrioniden-Typ vom Zickzackmodus“, Randecker Maar, Untermiozän. SMNS 64254. Maßstab jeweils = 10 mm. Zeichnung: M. HELLMUND.
a: Gesamtansicht des Geleges, erhaltener Umriß des Blattfragments gestrichelt.
b: Die im „Zickzackmodus“ abgelegten Eilogen desselben Geleges. Die irregulär abgelegten Logen sind weggelassen.

macht haben. Sie entsprechen in den Details Gelegen, wie sie bei rezenten Vertretern der Coenagrionidae (z. B. *Ischnura elegans* = Gemeine Pechlibelle) vorkommen.

Ergebnis. – Die fossilen Gelege werden dem „Coenagrioniden-Typ vom Zickzackmodus“ zugeordnet.

2.3. Angiospermenblattfragment indet.

Abb. 7

Objekt: fragmentarisches, lanzettförmiges (ursprünglich glattrandiges) Laubblattfragment indet., rechter Rand fast unversehrt, ohne Spreitenbasis und -spitze; Mittelrippe nur undeutlich erkennbar, wegen fehlender Nebenadern nicht orientierbar (SMF B 13898).

Maße des erhaltenen Fragmentes: Länge 34 mm, Breite 8–9 mm.

Gestein: verkieselt, feinlaminiert.

Fundort: Randecker Maar (Abb. 1, Fundpunkt 5).

Stratigraphie: Untermiozän, MN 5 (HEIZMANN 1983, HEIZMANN *in* SCHWEIGERT 1998)

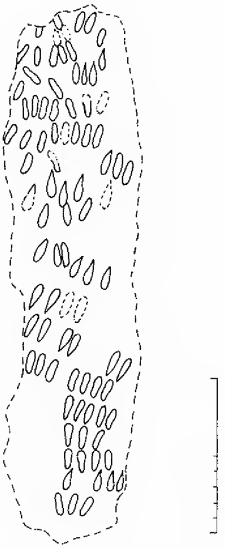


Abb. 7. Angiospermenblattfragment indet., erhaltener Umriß gestrichelt, mit ca. 86 Eilogen, „Coenagrioniden-Typ vom Bogenmodus“, Randecker Maar, Untermiozän, SMF B 13898. Maßstab = 10 mm. Zeichnung: M. HELLMUND.

Logenanzahl: ca. 86 Eilogen. – Gelegeansätze: > 5, die unterschiedliche Orientierung der einzelnen Logen, gekennzeichnet durch ihr spitzes und stumpfes Ende, und die teils unterschiedliche Konvergenz der Logenachsen weisen auf mehrere Gelegeansätze hin (s.o).

Maße der Einzellogen: Länge: 1,2–1,8 mm (meistens 1,6 mm), Breite: 0,4–0,5 mm.

Bemerkungen. – Die Eilogenmuster sind im „unteren“ Teil des Blattes am deutlichsten, es handelt sich um den „Coenagrioniden-Typ vom Bogenmodus“, der sich weniger deutlich auch in der „oberen“ Hälfte des Fragmentes wiederfindet (Hinweis: der diagnostische Eindruck ist durch einige nicht orientierte Logen gestört).

Ergebnis. – Der Eiablagetypus „Coenagrioniden-Typ vom Bogenmodus“ wird hiermit für das Randecker Maar erstmalig nachgewiesen.

2.4. Angiospermenblatt indet.

Abb. 8

Objekt: Angiospermenblatt indet. (NHMG Bzd 1060).

Maße des Blattes: Länge 80 mm, Breite max. ca. 54 mm.

Gestein: Toneisensteinblock, mit dicht gepackten Angiospermenblättern (Abdrücken) auf der Schichtfläche.

Fundort: Tagebau Berzdorf, Baufeld II (Lesefund), Oberlausitz (Freistaat Sachsen; Abb. 1, Fundpunkt 8), leg. Dr. O. Tietz 29.04.1998.

Stratigraphie: Untermiozän (NOWEL et al. 1994).

Eilogenanzahl: 23 Eilogen. – Gelegeansätze: > 5.

Maße der Einzellogen: Länge ca. 1,8 mm, Breite: ca. 0,5 mm.

Bemerkungen. – Auf dem betreffenden Blatt sind neben den Eilogen, die sich durch ein stumpfes bzw. spitzes Ende identifizieren lassen, auch noch zahlreiche rundliche bis ovale Gebilde feststellbar, deren Natur unklar ist.

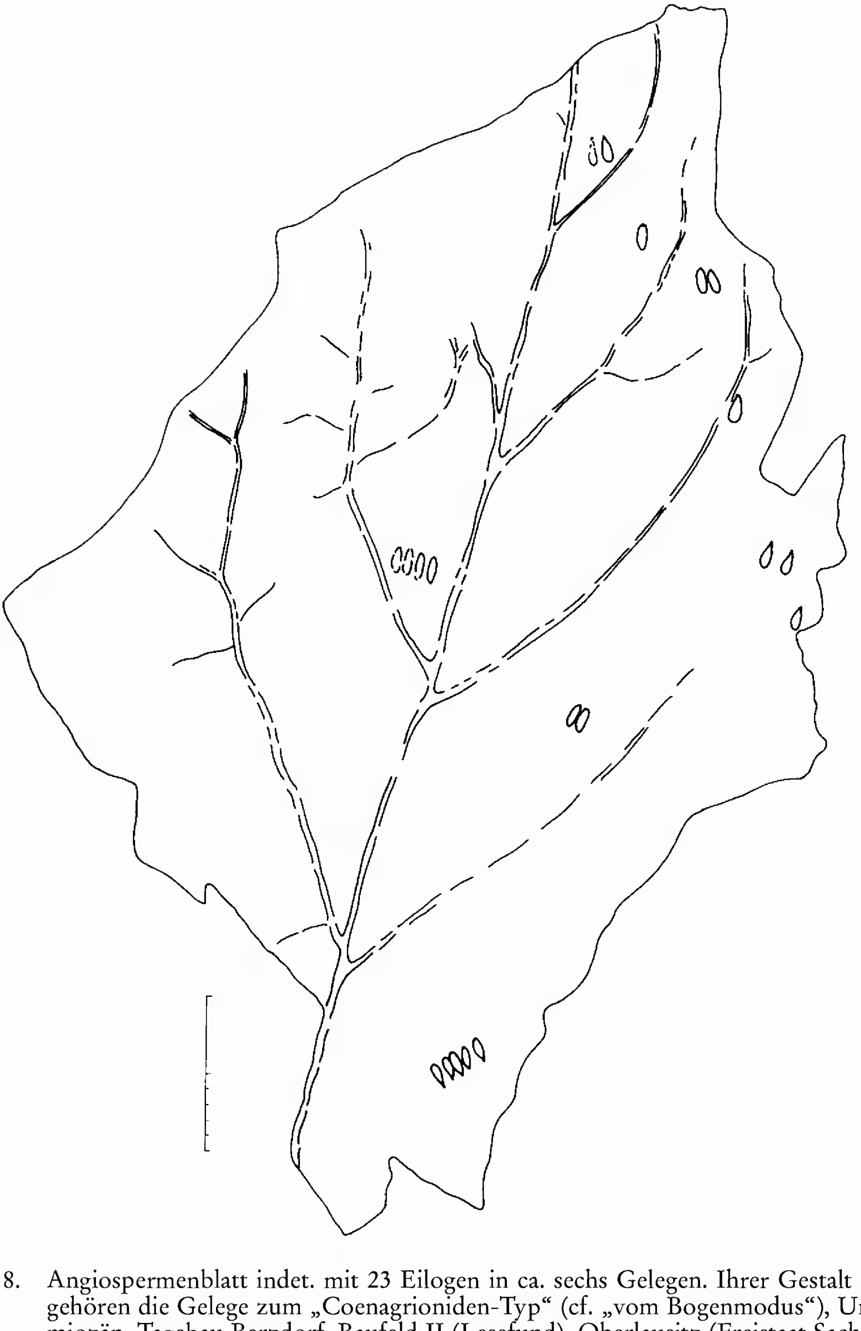


Abb. 8. Angiospermenblatt indet. mit 23 Eilogen in ca. sechs Gelegen. Ihrer Gestalt nach gehören die Gelege zum „Coenagrioniden-Typ“ (cf. „vom Bogenmodus“), Untermiozän, Tagebau Berzdorf, Baufeld II (Lesefund), Oberlausitz (Freistaat Sachsen). NHMG Bzd 1060. Maßstab = 10 mm. Zeichnung: M. HELLMUND.

Ergebnis. – Insgesamt sind 23 Eilogen auszumachen, die sich in zum Teil engen Bändern bestehend aus zwei bis fünf Exemplaren gruppieren. Von der Art des Geleges gehören sie zum „Coenagrioniden-Typ“ (cf. „vom Bogenmodus“).

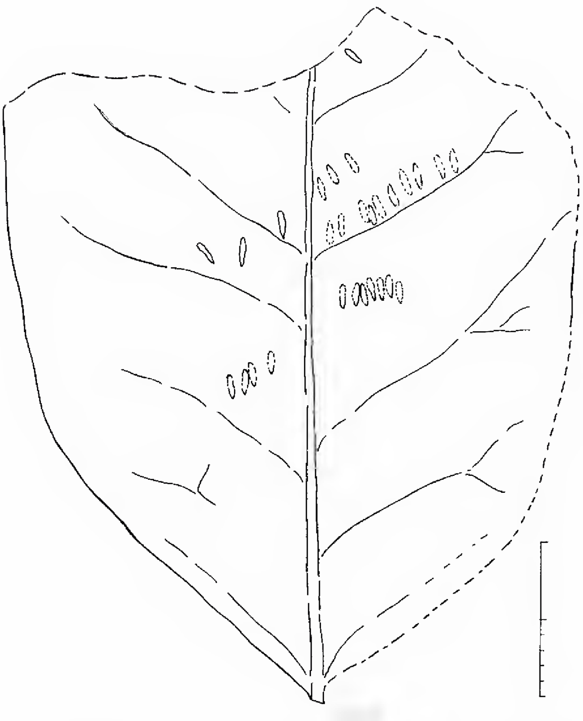


Abb. 9. Fragment einer Blattfieder, cf. *Juglans* sp. mit 28 Eilogen, Salzhausen (Vogelsberg), Mittelmiozän. IGWuG ohne Nr., Maßstab = 10 mm. Zeichnung: M. HELLMUND.

2.5. Angiospermenblatt (cf. *Juglans* sp.)

Abb. 9

Objekt: cf. *Juglans* sp., Fiederfragment (IGWuG, ohne Nr.).
Maße des Blattes: Länge 46 mm, Breite max. ca. 37 mm.
Gestein: Braunkohle (s. KIRCHHEIMER 1955).
Fundort: Salzhausen (Vogelsberg), (Abb. 1, Fundpunkt 3).
Stratigraphie: Mittelmiozän (HOTTENROTT 1988).
Eilogenanzahl: 28 Eilogen, teilweise nur schwach abgedrückt. – Gelegeansätze: 4–5.
Maße der Einzellogen: Länge ca. 1,6 mm, Breite: ca. 0,4 mm.

Bemerkungen/Ergebnis. – Es handelt sich um vier bis fünf Gruppen von Eilogen in bandförmiger Anordnung bestehend aus 3, 4, 7 und 10 Eilogen. Die Dreier- bzw. Zehnergruppe spricht für den „Coenagrioniden-Typ vom Zickzackmodus“.

2.6. Angiospermenblatt indet.

Abb. 10

Objekt: Angiospermenblatt indet. (? *Magnolia* sp.) (IGWuG, ohne Nr.).
Maße des Blattfragments: Länge 51 mm, Breite max. ca. 24 mm.
Gestein: Braunkohle (s. KIRCHHEIMER 1955).
Fundort: Salzhausen (Vogelsberg), (Abb. 1, Fundpunkt 3).
Stratigraphie: Mittelmiozän (HOTTENROTT 1988).
Eilogenanzahl: 6 Eilogen, schwache Abdrücke. – Gelegeansätze: mindestens 2.
Maße der Einzellogen: Länge ca. 1,6 mm, Breite: ca. 0,4 mm.

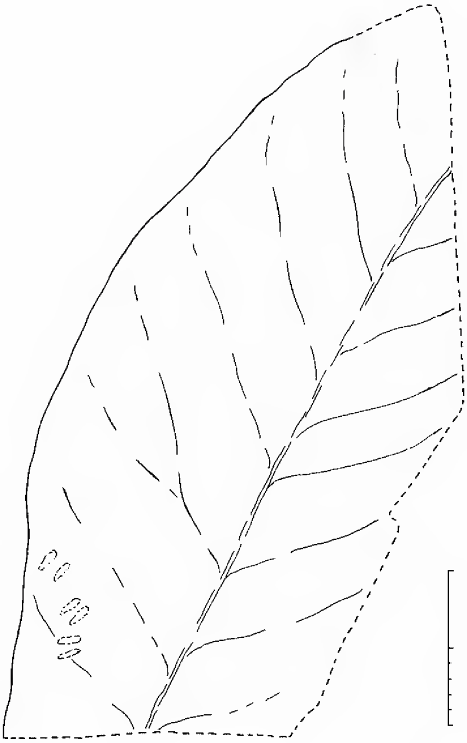


Abb. 10. Angiospermenblattfragment indet., mit einem aus 6 Eilogen bestehenden Zygopteren-Gelege, Salzhausen (Vogelsberg), Mittelmiozän. IGWuG ohne Nr. Maßstab = 10 mm. Zeichnung: M. Hellmund.

Bemerkungen/Ergebnis. – 6 paarweise abgelegte Eilogen vom „Coenagrioniden-Typ".

2.7. Angiospermenblatt (cf. *Magnolia* sp.)

Abb. 11

Objekt: cf. *Magnolia* sp. (IGWuG Nr. 9740).
Maße des Blattes: Länge 70 mm, Breite max. ca. 23 mm.
Gestein: Braunkohle (s. Kirchheimer 1955).
Fundort: Salzhausen (Vogelsberg), (Abb. 1, Fundpunkt 3).
Stratigraphie: Mittelmiozän (Hottenrott 1988).
Eilogenanzahl: 8 Eilogen, schwache Abdrücke. – Gelegeansätze: 3.
Maße der Einzellogen: Länge ca. 1,6 mm, Breite: ca. 0,4 mm.

Bemerkungen/Ergebnis. – Die insgesamt 8 Eilogen sind z. T. in Bändern, bestehend aus drei bzw. vier Logen, abgelegt worden, es handelt sich um den „Coenagrioniden-Typ". Die Vierergruppe mit drei schräg gegeneinander verschobenen Elementen deutet den „Zickzackmodus" der Eiablage an.

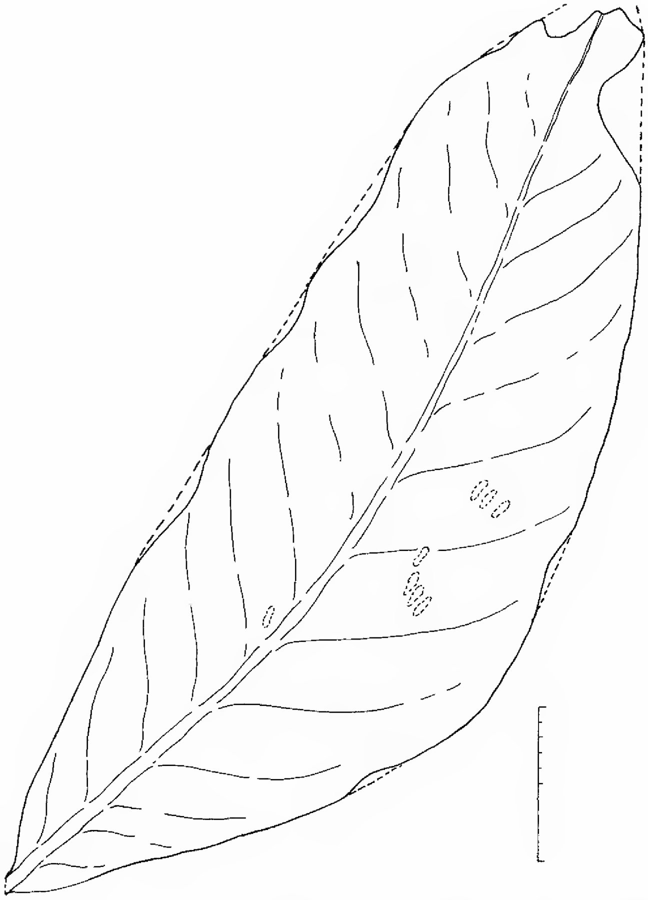


Abb. 11. Angiospermenblatt, cf. *Magnolia* sp., mit 8 schwach abgedrückten Zygopteren-Eilogen, Salzhausen (Vogelsberg), Mittelmiozän. IGWuG Nr. 9740. Maßstab = 10 mm Zeichnung: M. HELLMUND.

2.8. Angiospermenblattfragment indet.

Abb. 12

Objekt: Angiospermenblattfragment indet. (IGWuG Nr. 9759).
Maße des Blattes: Länge 50 mm, Breite max. ca. 24 mm.
Gestein: Braunkohle, z. T. tonhaltig (s. KIRCHHEIMER 1955).
Fundort: Salzhausen (Vogelsberg), (Abb. 1, Fundpunkt 3).
Stratigraphie: Mittelmiozän (HOTTENROTT 1988).
Eilogenanzahl: 4 Eilogen. – Gelegeansätze: nicht festzustellen.
Maße der Einzellogen: Länge 1,6 mm, Breite: 0,4 mm.

Bemerkungen/Ergebnis. – Vier bandförmig angeordnete Eilogen vom „Coenagrioniden-Typ“ (? „vom Bogenmodus“).

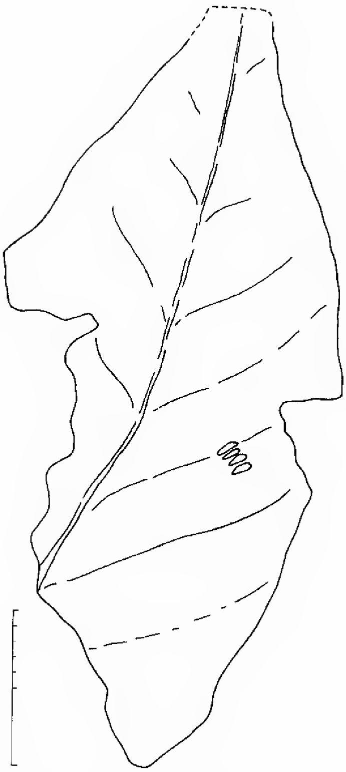


Abb. 12. Angiospermenblattfragment indet. mit 4 Eilogen von Zygopteren, Salzhausen (Vogelsberg), Mittelmiozän. IGWuG Nr. 9759. Maßstab = 10 mm. Zeichnung: M. Hellmund.

3. Diskussion

Bei den dargestellten Befunden handelt es sich um fossile Eigelege von Zygopteren, die überwiegend der Familie der Coenagrionidae zuzuordnen sind. Erstmalig wird auch ein Gelege auf einem Cyperaceenblatt(?) beschrieben, das den viel selteneren Gelegen des „Lestiden-Typ vom Einzelreihenmodus“ entspricht und zweifelsfrei in die Familie der Lestidae gestellt werden kann. Abgesehen von einem Blattfragment des Schwimmfarnes *Salvinia* sp. (Hellmund, M. & Hellmund, W. 1991: Abb. 5, Fig. 1 a, b) liegen als Ablagesubstrat bei allen anderen bislang beschriebenen Fundstücken (s. Tabelle 1) als Ablagesubstrat ganze oder fragmentäre Angiospermenblätter vor.

Die Morphologie der Eilogen ist unverwechselbar, denn sie sind durch ein stumpfes und ein spitzes Ende charakterisiert. Die spitzen Enden weisen sowohl bei den fossilen als auch bei den rezenten Gelegen in die gleiche Grundrichtung und zeigen damit die Bewegungsrichtung an, in die das Weibchen bei der Ablage seine Position verändert. Dabei bilden die Eilogen entweder Reihen oder Bögen („Coenagrioniden-Typ“) in unterschiedlicher Anzahl, die wiederum in „Zickzack“- oder engen „Bogenmustern“ oder im Falle des „Lestiden-Typ“ in Längsreihen („Einzel- bzw. Doppelreihen“) angeordnet sind (Abb. 2 unten), oft mit einer Beziehung zu einer „Leitlinie“ (Blattader), so auch auf dem beschriebenen Monokotylenblatt.

4. Zur stratigraphischen Verteilung der verschiedenen Eiablagetypen

Tab. 1

Die stratigraphischen Nachweise für den „Coenagrioniden-Typ" („Zickzack- bzw. Bogenmodus") der Eiablage (s. Abb. 2) reichen derzeit von der tiefsten Oberkreide (Cenoman) bis in das höhere Miozän. Im Verhältnis zum „Lestiden-Typ" („Einzel- bzw. Doppelreihenmodus" bzw. Wechsel von der Einzelreihe zur Doppelreihe oder umgekehrt) ist ersterer um ein Vielfaches häufiger (Tabelle 1).

Der „Lestiden-Typ" läßt sich z. Zt. seit dem oberen Mitteleozän (Geiseltal) nachweisen (Hellmund, M. & Hellmund, W. 2002 b). Nach einer Dokumentationslücke (?) tritt er dann im Mitteloligozän von Seifhennersdorf und im Oberoligozän von Rott wieder auf. Die Zeiträume dazwischen konnten bislang (noch) nicht durch Funde belegt werden.

Bei den Fundstücken aus Rott, die den „Lestiden-Typ" betreffen, konnte die Bevorzugung eines bestimmten Gelegesubstrats (Lauraceen-Blätter, 3 Exemplare) festgestellt werden (Hellmund, M. & Hellmund, W. 1991). An anderen Lokalitäten, an denen das Ablagesubstrat ebenfalls determiniert werden kann, ist wegen der geringen Anzahl der Fundstücke (nur je 1 Exemplar) keine Aussage über Substratbevorzugung möglich. Bei rezenten Lestiden unterscheiden sich in unterschiedlichen Regionen die bevorzugten Substrate bei ein und derselben Art. Zum Beispiel bevorzugt *Lestes sponsa* in Dänemark *Iris*-Blätter (Wesenberg-Lund 1913), im Naturschutzgebiet Wahner Heide bei Köln dagegen Binsen (Hellmund, W. 1994).

5. Schlußfolgerungen

Sowohl die über mehrere Jahre durchgeführten eigenen Recherchen als auch die Nachsuche aufmerksam gewordener Kollegen in den unterschiedlichen Museumssammlungen haben weitere Funde ans Licht gebracht. Dadurch ließen sich schrittweise bestehende stratigraphische Dokumentationslücken schließen und weitere Belege für die endophytische Eiablage der Zygopteren beibringen. Insbesondere für das Pliozän besteht noch ein Defizit. Die bisherige Inaugenscheinnahme von Blattfloren aus Willershausen hat diesbezüglich noch keinen Erfolg gebracht. Bei entsprechender Materialrecherche dürften aber künftig weitere Ergebnisse zum Themenkomplex „Fortpflanzungsbiologie von fossilen Kleinlibellen" zu erlangen sein.

6. Dank

Den Herren Privatdozent Dr. V. Wilde (Frankfurt/Main), Dr. G. Schweigert (Stuttgart), Dr. N. Hauschke (Halle/Saale) und Dr. O. Tietz (Görlitz) danken wir für die Möglichkeit, die Fundstücke zu entleihen und zu bearbeiten. Frau E. Scheiner (Halle/Saale) leistete in bewährter Weise photographische Arbeit. Dem Schriftleiter der Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Herrn Dr. G. Bloos, danken wir für die redaktionelle Begleitung des Manuskriptes zur Drucklegung.

Tab. 1. Übersicht über die bis Anfang 2002 bearbeiteten Funde (ohne vorliegende Arbeit).

Nr.	„Eiablage-Modus“	Substrat	Fundort	Land	Inv.-Nr.	Stratigraphie	MN-/MP-Zone*	Aufbewahrungsort	Literaturzitat
1	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	Dikotylenblatt-fragm. indet.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1094/1	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 8 a
2	? endophytisch ablegende Großlibelle (Anisoptera/Anisozygoptera) Bogenmodus	Dikotylenblatt-fragm. indet.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1095	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 15
3	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	*Cassia feroniae* Ung.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1416/1	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 1 a
4	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack	Blattfieder-fragment von *Juglans* sp.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1093	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 2 a
5	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack	Blattfragment von *Juglans acuminata* Al. Br.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1092/2	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 3 a
6	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	Blattfragment von *Juglans* (?) *acuminata* Al. Br. (*Acer* ? Goepp.)	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1082	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 4 a
7	„Coenagrioniden-Typ“ Bogen	Blattfragment von *Juglans acuminata* Al. Br.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1088	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 5 a

* Aguilar et al. (Hrsg.) 1997, Schmidt-Kittler (Hrsg.) 1987

Nr.	„Eiablage-Modus“	Substrat	Fundort	Land	Inv.-Nr.	Stratigraphie	MN-/MP-Zone*	Aufbewahrungsort	Literaturzitat
8	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	Blattfragment von *Juglans acuminata* Al. Br.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1083	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 6 a
10	„Coenagrioniden-Typ“ Bogen	Blattfragment von *Acer* sp.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1321	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 9
11	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	Blattfragment von *Passiflora brauni* Schw.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1084	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 10
12	„Coenagrioniden-Typ“ Bogen	Fiederblättchen von *Juglans acuminata* Al. Br.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1096 a – b	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 11 a, b
13	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	Blattfragment von *Arto-carpidium* sp.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1195	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 12
14	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	Dikotylenblatt indet. (Fragment)	Salzhausen	D Hessen	SMF B 4758	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 13
15	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	Dikotylenblatt indet.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1092/1	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 14
16	„Coenagrioniden-Typ“ Bogen	Dikotylenblatt-fragment indet.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1095	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 15

* Aguilar et al. (Hrsg). 1997, Schmidt-Kittler (Hrsg.) 1987

Nr.	„Eiablage-Modus“	Substrat	Fundort	Land	Inv.-Nr.	Stratigraphie	MN-/MP-Zone*	Aufbewahrungsort	Literaturzitat
17	„Coenagrioniden-Typ“ Bogen Einzellogen	Blattfragment von *Dombeyopsis tridens* Ludw.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1364	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 16
18	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	Dikotylenblatt-fragment indet.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1090/2	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 17 a
19	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack	Blattfragment von *Acer trilobatum* Al. Br.	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1094	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 18
20	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack	Dikotylenblatt-fragment	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1163	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 19
21	Gelegemuster nicht zuzuordnen	Dikotylenblatt-fragment	Salzhausen	D Hessen	SMF B ohne Nr.	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 20
22	Gelegemuster nicht zuzuordnen	Dikotylenblatt-fragment	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1413	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 21
23	indet. ? endophytische Großlibelle	Blattfragment von *Ficus* sp. (?)	Salzhausen	D Hessen	SMF B 1354	Mittelmiozän	–	Forschungsinst. Senckenberg, Sekt. Paläobot., Ffm	Hellmund, Ma. & Hellmund, W. (2002 a): Abb. 22
24	„Coenagrioniden-Typ“	Angiospermen-blatt indet.	Randecker Maar	D Baden-Württemberg	SMNS 62535	höchstes Untermiozän	MN 5	Staatl. Museum f. Naturkunde Stuttgart	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1996 a): Abb. 1–3

---

* Aguilar et al. (Hrsg.) 1997, Schmidt-Kittler (Hrsg.) 1987

Nr.	„Eiablage-Modus“	Substrat	Fundort	Land	Inv.-Nr.	Stratigraphie	MN-/MP-Zone*	Aufbewahrungsort	Literaturzitat
25	„Coenagrioniden-Typ“	Angiospermenblatt, Einzelfieder (?) Juglandaceae	Randecker Maar	D Baden-Württemberg	SMNS 62599	höchstes Untermiozän	MN 5	Staatl. Museum f. Naturkunde Stuttgart	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1996 b): Abb. 1 a – b, 2 u. 3
26	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	*Apocynophyllum* sp.	Rott	D Nordrhein Westfalen	GPIBo ohne Nr.	Oberoligozän	MP 30	Paläontologisches Institut Univ. Bonn	Hellmund, M. (1986): Abb. 74
27	„Coenagrioniden-Typ“	*Apocynophyllum* sp.	Rott	D Nordrhein-Westfalen	GPIBo ohne Nr.	Oberoligozän	MP 30	Paläontologisches Institut Univ. Bonn	Hellmund, M. (1987): Abb. 15, (Skizze seitenverkehrt)
28	ohne Nennung (nur deskriptiv)	*Apocynophyllum* sp.	Rott	D Nordrhein-Westfalen	GPIBo ohne Nr.	Oberoligozän	MP 30	Paläontologisches Institut Univ. Bonn	Hellmund, M. (1988): S. 323–324, beide Modi d. Ablage nur deskriptiv
29	„Coenagrioniden-Typ“	*Apocynophyllum* sp.	Rott	D Nordrhein-Westfalen	GPIBo ohne Nr.	Oberoligozän	MP 30	Paläontologisches Institut Univ. Bonn	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1991): Abb. 3 Fig. 1 Hellmund, M. & Hellmund, W. (1996 a): Abb. 17

* Aguilar et al. (Hrsg.) 1997, Schmidt-Kittler (Hrsg.) 1987

Nr.	„Eiablage-Modus“	Substrat	Fundort	Land	Inv.-Nr.	Stratigraphie	MN-/MP-Zone*	Aufbewahrungsort	Literaturzitat
30	„Coenagrioniden-Typ“	Blattfragment indet.	Rott	D Nordrhein-Westfalen	GPIBo ohne Nr.	Oberoligozän	MP 30	Paläontologisches Institut Univ. Bonn	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1991): Abb. 3 Fig. 2
31	„Coenagrioniden-Typ“	Blattfragment indet.	Rott	D Nordrhein-Westfalen	GPIBo ohne Nr.	Oberoligozän	MP 30	Paläontologisches Institut Univ. Bonn	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1991): Abb. 3 Fig. 3
32	„Coenagrioniden-Typ“	Blattfragment indet. (Haldenfund)	Rott	D Nordrhein-Westfalen	SMNS 22147	Oberoligozän	MP 30	Paläontologisches Institut Univ. Bonn	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1991): Abb. 3 Fig. 4
33	„Coenagrioniden-Typ“	(?) *Salvinia* sp.	Rott	D Nordrhein-Westfalen	SMNS 22148	Oberoligozän	MP 30	Paläontologisches Institut Univ. Bonn	Hellmund, M. & Hellmund,W. (1991): Abb. 5 Fig. 1 a, b
34	„Coenagrioniden-Typ“	Angiospermenblatt indet.	Rott	D Nordrhein-Westfalen	SMNS 22149	Oberoligozän	MP 30	Staatl. Museum f. Naturkunde Stuttgart	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1991): Abb. 5 Fig. 2 a, b

* Aguilar et al. (Hrsg.) 1997, Schmidt-Kittler (Hrsg.) 1987

Nr.	„Eiablage-Modus“	Substrat	Fundort	Land	Inv.-Nr.	Stratigraphie	MN-/MP-Zone*	Aufbewahrungsort	Literaturzitat
35	„Coenagrioniden-Typ“	Lauraceenblatt, *Cinnamomum* sp. („*Daphnogene*“)	Rott	D Nordrhein-Westfalen	ex coll. Hellmund o. Nr.	Oberoligozän	MP 30	Coll. Hellmund, Troisdorf	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1993): Abb. 1–3
36	„Lestiden-Typ“ Doppel-Reihe	Lauraceenblatt, *Cinnamomum* sp. („*Daphnogene*“)	Rott	D Nordrhein-Westfalen	SMNS 22144	Oberoligozän	MP 30	Staatl. Museum f. Naturkunde Stuttgart	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1991): Abb. 1 Fig. 1, Abb. 2; Hellmund, M. & Hellmund, W. (1996 a): Abb. 16
37	„Lestiden-Typ“ Doppel-Reihe	Lauraceenblatt, *Cinnamomum* sp. („*Daphnogene*“)	Rott	D Nordrhein-Westfalen	SMNS 22145	Oberoligozän	MP 30	Staatl. Museum f. Naturkunde Stuttgart	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1991): Abb. 1 Fig. 2; Hellmund, M. & Hellmund, W. (1996 a): Abb. 16
38	„Lestiden-Typ“ Doppel-Reihe	Lauraceenblatt, *Cinnamomum* sp. („*Daphnogene*“)	Rott	D Nordrhein-Westfalen	SMNS 22146	Oberoligozän	MP 30	Staatl. Museum f. Naturkunde Stuttgart	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1991): Abb. 1 Fig. 3; Hellmund, M. & Hellmund, W. (1996 a): Abb. 16
39	„Lestiden-Typ“ Einzel-Reihe	*Carpinus grandis* Ung.	Seifhennersdorf	D Freistaat Sachsen	SMMGD Sf 5026	Mitteloligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1996 b): Abb. 4–6 Fig. 3

* Aguilar et al. (Hrsg.) 1997, Schmidt-Kittler (Hrsg.) 1987

Nr.	„Eiablage-Modus“	Substrat	Fundort	Land	Inv.-Nr.	Stratigraphie	MN-/MP-Zone*	Aufbewahrungsort	Literaturzitat
40	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack	cf. *Alnus phocaensis* Sap.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMG Hw 129	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Abb. 3, Taf. 1 Fig. 1
41	Kein eindeutiges Gelegemuster	Angiospermenblatt indet.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 60 a	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Abb. 4, Taf. 1 Fig. 2
42	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack	*Daphnogene cinnamomifolia* (Brgt.) Ung.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 275	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 1 Fig. 3
43	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack	cf. *Daphnogene* sp.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 183/1	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 1 Fig. 4
44	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack	*Daphnogene lanceolata* Ung.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 263	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 1 Fig. 5
45	„Coenagrioniden-Typ“ Bogen in Ansätzen	Blatthäcksel indet.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 3:2 u. 3:1	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 1 Fig. 6 a – b
46	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack in Ansätzen	fragm. Angiospermenblatt indet.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 234	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 1 Fig. 7

* Aguilar et al. (Hrsg.) 1997, Schmidt-Kittler (Hrsg.) 1987

Nr.	„Eiablage-Modus“	Substrat	Fundort	Land	Inv.-Nr.	Stratigraphie	MN-/MP-Zone*	Aufbewahrungsort	Literaturzitat
47	„Coenagrioniden-Typ“ Bogen	fragm. Angiospermenblatt indet.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 289:1	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Abb. 1 u. 2, Taf. 1 Fig. 8
48	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack in Ansätzen	fragm. Angiospermenblatt indet.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 178	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 2 Fig. 1
49	kein eindeutiges Gelegemuster	*Laurophyllum* sp.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 323:2	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 2 Fig. 2
50	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack in Ansätzen	Blatthäcksel indet.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 132	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 2 Fig. 3
51	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack in Ansätzen	fragm. Angiospermenblatt indet.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 183/2	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 1 Fig. 4
52	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack	*Daphnogene lanceolata* Ung.	Hammerunterwiesenthal	D Freistaat Sachsen	SMMGD Hw 253	Unteroligozän	–	Staatl. Museum f. Mineralogie und Geologie Dresden	Hellmund, M. & Hellmund, W. (1998): Taf. 1 Fig. 5
53	„Lestiden-Typ“ Doppel-Reihe	fragm. Angiospermenblatt indet.	Geiseltal	D Sachsen-Anhalt	GMH -2001	Oberes Mitteleozän	MP 13	Inst. f. Geol. Wiss. u. Geiseltalmuseum Halle (Saale)	Hellmund, M. & Hellmund, W. (2002 b): Abb. -

* Aguilar et al. (Hrsg.) 1997, Schmidt-Kittler (Hrsg.) 1987

Nr.	„Eiablage-Modus“	Substrat	Fundort	Land	Inv.-Nr.	Stratigraphie	MN-/MP-Zone*	Aufbewahrungsort	Literaturzitat
54	regellos abgelegt, kein eindeutiges Gelegemuster	fragm. Angiospermen blatt indet.	Messel	D Hessen	HLMD Me 8009	Unteres Mitteleozän	MP 11	Hess. Landesmuseum Darmstadt	HELLMUND, M. & HELLMUND, W. (1996 a): Abb. 4 u. 7
55	„Coenagrioniden-Typ“ Zickzack/Bogen	Angiospermenblatt indet.	Messel	D Hessen	SMB Me 1921	Unteres Mitteleozän	MP 11	Forschungsinst. Senckenberg, Paläobot., Ffm	HELLMUND, M. & HELLMUND, W. (1996 a): Abb. 9–10, 13–14
56	2 Gelege in schräger Reihe angeordnet	*Cassia phaseolithes* UNG.	Messel	D Hessen	HLMD o. Nr.	Unteres Mitteleozän	MP 11	Hess. Landesmuseum Darmstadt	HELLMUND, M. & HELLMUND, W. (1996 a): Abb. 15
57	kein eindeutiges Gelegemuster	fragm. Angiospermenblatt (?*Myricophyllum*)	Kounic	CZ Böhmen	–	Cenoman (unt. Oberkreide)	–	(?) Nationalmuseum Prag	HELLMUND, M. & HELLMUND, W. (1996 a): Abb. 18
58	kein eindeutiges Gelegemuster	fragm. Angiospermenblatt indet.	Vyserovic	CZ Böhmen	–	Cenoman (unt. Oberkreide)	–	(?) Nationalmuseum Prag	HELLMUND, M. & HELLMUND, W. (1996 a): Abb. 19

* AGUILAR et al. (Hrsg.) 1997, SCHMIDT-KITTLER (Hrsg.) 1987

7. Literatur

Aguilar, J.-P., Legendre, S. & Michaux, J. [Hrsg.] (1997): Actes du Congrès Biochrom ’97, Montpellier, 14–17 Avril. – Mém. Trav. École Practiques des Hautes Études, Inst. Montpellier, **21**, 1–818; Montpellier.

Chinery, M. (1979): Insekten Mitteleuropas. 2. Aufl. 389 S., 1580 Abb.; Hamburg & Berlin (Parey).

Heizmann, E. P. J. (1983): Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und Astaracium Süddeutschlands. – Eclogae geologicae Helvetiae, **76**: 871–825, 17 Abb.; Basel.

Hellmund, M. (1986): Beiträge zur Geologie der Umgebung von Rott unter besonderer Berücksichtigung der tertiären Flora und Fauna. – Dipl.-Arb. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Bonn, 211 S., 74 Abb., 6 Anl. (Karten/Profile). – [Mskr.]

– (1987): Hennef-Rott, eine Fossilfundstelle von Weltgeltung im Rhein-Sieg-Kreis. – Jb. des Rhein-Sieg-Kreises, **1988**: 152–157, 15 Abb.; Siegburg.

– (1988): Porzellanite – eine neue fossilführende Kieselgesteinsmodifikation aus Rott im Siebengebirge. – Decheniana, **141**: 319–326, 2 Abb.; Bonn.

Hellmund, M. & Hellmund, W. (1991): Eiablageverhalten fossiler Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera) aus dem Oberoligozän von Rott im Siebengebirge. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **177**, 17 S., 12 Abb.; Stuttgart.

– & – (1993): Neufund fossiler Eilogen (Odonata, Zygoptera, Coenagrionidae) aus dem Oberoligozän von Rott im Siebengebirge. – Decheniana, **146**: 348–351, 3 Abb.; Bonn.

– & – (1996): Zum Fortpflanzungsmodus fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera). – Paläont. Z., **70** (1/2): 153–170, 22 Abb.; Stuttgart. – [1996a]

– & – (1996): Zur endophytischen Eiablage fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera), mit Beschreibung eines neuen Gelegetyps. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **36**: 107–115, 8 Abb.; München. – [1996b]

– & – (1998): Eilogen von Zygopteren (Insecta, Odonata, Coenagrionidae) in unteroligozänen Maarsedimenten von Hammerunterwiesenthal (Freistaat Sachsen). – Abh. Staatl. Mus. Mineral. u. Geol. Dresden, **43/44**: 281–292, 5 Abb., 2 Taf.; Dresden.

– & – (i. Dr., 2002): Eigelege fossiler Kleinlibellen (Zygoptera) auf Dikotylenblättern aus dem Mittelmiozän von Salzhausen (Vogelsberg, Hessen, Deutschland). – Odonatologica; Bilthoven. – [2002 a]

– & – (i. Dr., 2002): Erster Nachweis von Kleinlibellen-Eilogen (Insecta, Zygoptera, Lestidae) in der mitteleozänen Braunkohle des ehemaligen Tagebaues Mücheln, Bfd. Neumark-Nord (Geiseltal, Sachsen-Anhalt, Deutschland). – Hallesches Jahrb. Geowiss., B, **24**; Halle (Saale). – [2002 b]

Hellmund, W. (1994): Unsere Libellen – Versuch einer Bestandsaufnahme. III. Teil: Unsere Teichjungfern. – Troisdorfer Jahreshefte, **24**: 22–30, 33 Abb.; Troisdorf (Broermann-Druck).

Hottenrott, M. (1988): Palynologie, Stratigraphie und Paläogeographie im Tertiär von Mittelhessen und Umgebung. – Geol. Jb. Hessen, **116**: 113–168, 20 Abb.; Wiesbaden.

Kirchheimer, F. (1955): Die Karpolithen-Kohle von Salzhausen im Vogelsberg. – Notizbl. Hess. L.-Amt Bodenforsch., **83**: 47–70, 2 Abb., 2 Taf.; Wiesbaden.

Nowel, W., Bönisch, R., Schneider, W. & Schulze, H. (1994): Geologie des Lausitzer Braunkohlenreviers. 102 S., 77 Abb.; Senftenberg (LAUBAG).

Poschmann, M., Gwosdek, S. & Wuttke, M. (2000): Frösche im Aufzug-Projekt Burgbrohl-Kunkskopf. – Fossilien, **2000/5**: 285–288, 6 Abb.; Korb (Goldschneck).

Sauer, F. (1994): Wasserinsekten. 2. Aufl. 161 S., zahlr. Abb.; Karlsfeld (Fauna-Verlag).

Schiemenz, H. (1957): Die Libellen unserer Heimat. 154 S., 30 Taf.; Stuttgart (Franckh).

Schmidt-Kittler, N. [Hrsg.] (1987): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene – Mainz, Februar 18th–21st 1987. – Münchner geowiss. Abh., A, **10**: 1–312, 13 Taf., 111 Abb., 32 Tab.; München.

Schweigert, G. (1998): Das Randecker Maar – ein fossiler Kratersee am Albtrauf. – Stuttgarter Beiträge Naturk., C, **43**, 66 S., 53 Abb.; Stuttgart.

Sternberg, K. & Buchwald, R. [Hrsg.] (1999): Die Libellen Baden-Württembergs, Bd. 1. Allgemeiner Teil, Kleinlibellen (Zygoptera). 468 S., 290 Abb., 29 Kt., 21 Tab.; Stuttgart (Ulmer).

Wesenberg-Lund, C. (1913): Odonaten-Studien. – Int. Rev. Hydrobiol. u. Hydrograph., **6**: 155–422, 16 Abb.; Leipzig.

Anschriften der Verfasser:

Dr. M. Hellmund, Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum, Domstr. 5, D-06108 Halle (Saale).
e-mail: hellmund@geologie.uni-halle.de

Studiendirektor i. R. W. Hellmund, von-Loe-Str. 31, D-53840 Troisdorf.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 320	15 S., 2 Taf., 2 Abb.	Stuttgart, 30. 4. 2002

Erstnachweis der Ammoniten-Gattung *Parkinsonia* Bayle, 1878 in der Garantiana-Zone (Tetragona-Subzone)

First Record of the Ammonite Genus *Parkinsonia* Bayle, 1878 from the Garantiana Zone (Tetragona Subzone)

Von Günter Schweigert, Stuttgart, Volker Dietze, Riesbürg
und Gerd Dietl, Stuttgart

Mit 2 Tafeln und 2 Abbildungen

Abstract

The ammonite genus *Parkinsonia* is recorded from the Garantiana Zone (Tetragona Subzone) for the first time. Two new taxa are introduced: *P. transitoria* n. sp. [m] and *P. opiensis* n. sp. [M]. Few specimens from the Dichotoma and Subgaranti (= Garantiana) Subzones of NW Germany and the Western Alps formerly included in *Bigotites* or *Caumontisphinctes* very likely also represent *Parkinsonia transitoria* n. sp. These finds represent the oldest records of *Parkinsonia* before its main invasion at the base of the Acris Subzone of the Parkinsoni Zone.

Zusammenfassung

Aus der Garantiana-Zone (Tetragona-Subzone) werden erstmals sichere Vertreter der Ammonitengattung *Parkinsonia* nachgewiesen. Die Formen werden zwei neuen Arten zugewiesen, der mikroconchen *P. transitoria* n. sp. und der makroconchen *P. opiensis* n. sp. Einige Stücke aus der Dichotoma- und Subgaranti- (= Garantiana) Subzone in Nordwestdeutschland und in den Westalpen, die zu den Gattungen *Bigotites* oder *Caumontisphinctes* gestellt worden sind, dürften ebenfalls zu *P. transitoria* n. sp. gehören. Diese Funde stellen die ältesten Nachweise von Parkinsonien vor ihrem plötzlichen, massenhaften Erscheinen an der Basis der Acris-Subzone der Parkinsoni-Zone dar.

1. Einleitung

Die Ammonitengattung *Parkinsonia* tritt im Ober-Bajocium der westlichen Tethys und ihrer Randmeere ganz plötzlich in weiter Verbreitung und zugleich großer Häufigkeit auf. Sie charakterisiert geradezu die Parkinsoni-Zone und reicht schließlich mit großteils involuteren Formen noch in das Unter-Bathonium (Zigzag-Zone) hinein. Sichere Belege hingegen für ein Vorkommen der Gattung oder von Vorläuferformen vor der Parkinsoni-Zone waren bisher nicht bekannt, was die Herkunft der Gattung rätselhaft erscheinen ließ. Zwar gibt es zahlreiche Angaben über das Vorkommen von Parkinsonien in der Garantiana-Zone (vor allem in der englischsprachigen und der hinsichtlich der Stratigraphie meist an diese angelehnten russischsprachigen Literatur), doch beziehen sich diese bei genauer Betrachtung fast ausschließlich auf die Acris-Subzone, die von manchen Autoren noch der Garantiana-Zone zugerechnet wurde. Besonders im Jura Englands wird diese Abgrenzung teilweise bis heute praktiziert (vgl. Dietl 1990; Dietze et al. 2002). So ist das Auftreten von *Parkinsonia* auch ein Problem des unterschiedlich aufgefaßten stratigraphischen Umfangs der Garantiana- bzw. der Parkinsoni-Zone. Der Beginn der Acris-Subzone mit dem gut erkennbaren und daher für die Korrelation geeigneten *subarietis* α-Faunenhorizont ist gerade durch das event-artige Erscheinen von Parkinsonien charakterisiert. Er erscheint deswegen für eine basale Abgrenzung der Parkinsoni-Zone besser geeignet als die englische Grenzziehung mit der Truellei-Subzone als Basis der Parkinsoni-Zone (Dietze 2000; Dietze et al. 2002).

Von Schmidtill & Krumbeck (1931) wurde eine eigene Gattung *Praeparkinsonia* aufgestellt, deren Vertreter aus den „Subfurcaten-Schichten" damals als die mutmaßlichen Übergangsformen zwischen den Gattungen *Garantiana* und *Parkinsonia* angesehen wurden. Diese stellen jedoch nach heutiger Kenntnis keine Parkinsonien, sondern Garantianen dar. Die Gattung *Praeparkinsonia* kann mit *Garantiana* s. str. als synonym angesehen werden und wird heute nur noch gelegentlich verwendet (Besnosov & Mitta 1993, 2000). Zwischen *Garantiana* und *Parkinsonia* existieren sicher keine vermittelnden Formen, wenngleich manche Garantianen immer wieder mit Parkinsonien verwechselt worden sind (*Ammonites parkinsoni densicosta* Quenstedt, vgl. Dietze et al. 2002). Dabei liegt aber lediglich eine Homöomorphie vor. Eine direkte Herleitung verbietet sich schon angesichts des in beiden Gattungen abweichend gebauten Aptychus, Granulaptychus bei *Garantiana* und Praestriaptychus bei *Parkinsonia* (Arkell 1957; Schweigert 2000). Nach der derzeitig gebräuchlichen Systematik von Donovan et al. (1981: 149) werden die Parkinsonien als Unterfamilie den Perisphinctidae angeschlossen, die Garantianen hingegen den Stephanoceratidae. Soweit Schmidtill & Krumbeck Parkinsonien (*P. arietis, P.* cf. *bigoti, P.* cf. *inferior*) aus älteren Schichten als den „Parkinsonien-Schichten" angaben, können diese nicht belegt werden. Es liegen hier wohl auch Verwechslungen mit der Gattung *Caumontisphinctes* vor.

Die Angabe von *Parkinsonia parkinsoni* aus der Niortense- und Garantiana-Zone des Mont d'Or im Lyonnais (Roman & Pétouraud 1927, Taf. 6, Fig. 22) beruht, nach der Abbildung des Belegstückes zu urteilen, auf einer Verwechslung mit der Gattung *Pseudogarantiana*.

Riche & Roman (1921) bildeten eine *P. arietis* aus der „Zone à *Cosmoceras Garanti*" ab. Nachdem mit dieser zusammen jedoch auch *P. parkinsoni* vorkommen soll, liegt entweder eine Kondensation, eine Fehlbestimmung der Garantianen (*Garantia garanti, G. bifurcata*) oder eine Fehlbestimmung der Zone vor.

Aus dem Kaukasus-Gebiet gibt es einige wenige Angaben zu älteren Parkinsonien, deren Fundhorizonte jedoch meist nicht hinreichend exakt angegeben sind. Diese Funde sollen aus der von russischen Autoren oftmals der Garantiana-Zone zugeschlagenen Acris-Subzone stammen, es könnte sich bei ihnen aber auch um Vertre-

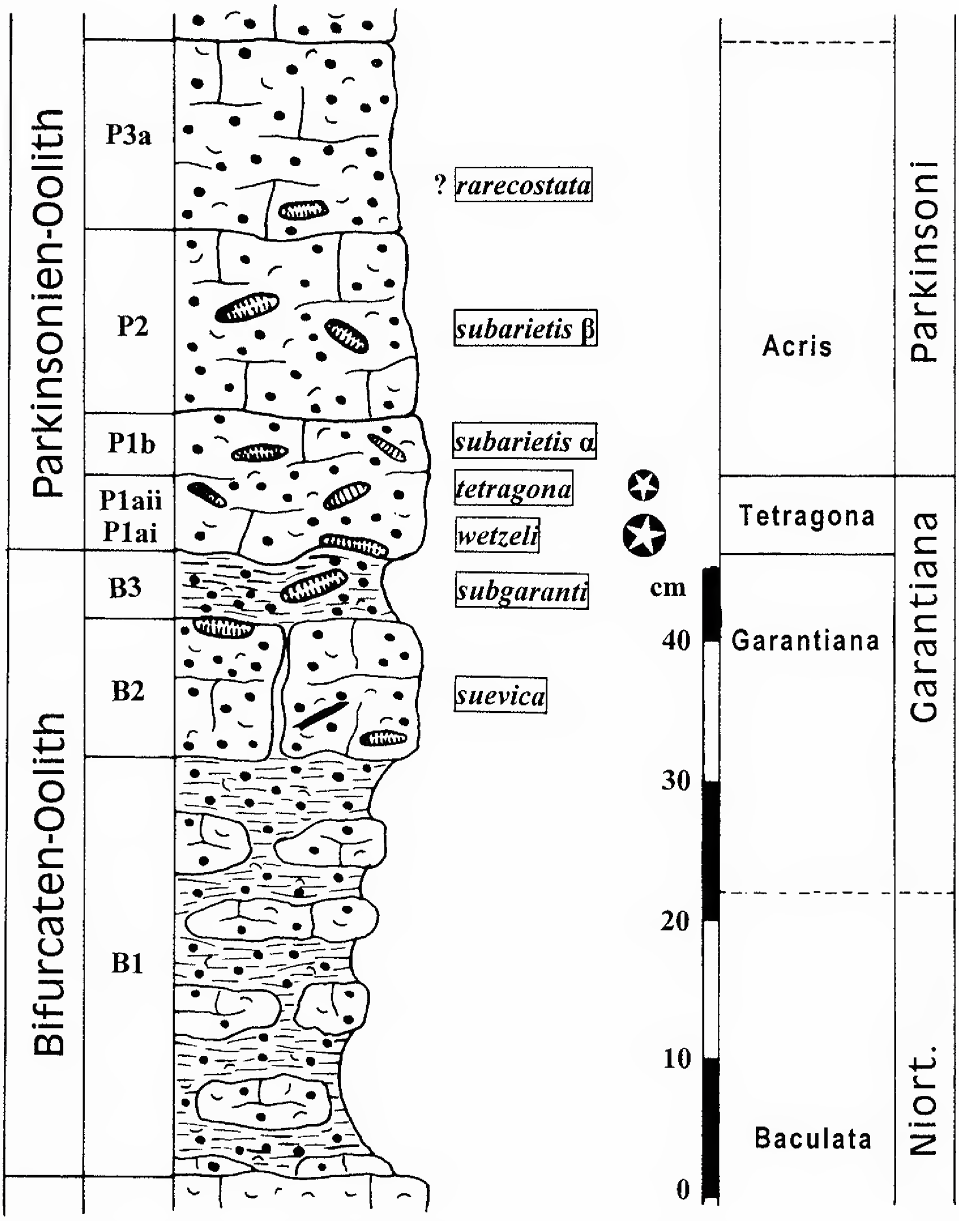

Parkinsonien-Oolith
Bifurcaten-Oolith
P3a
P2
P1b
P1aii
P1ai
B3
B2
B1
? rarecostata
subarietis β
subarietis α
tetragona
wetzeli
subgaranti
suevica
cm
40
30
20
10
0
Acris
Tetragona
Garantiana
Baculata
Parkinsoni
Garantiana
Niort.

Abb. 1. Standardprofil der Schichtenfolge im Ipfgebiet mit den Fundhorizonten der frühen Parkinsonien (großer Stern: *P. opiensis* n. sp. [M], kleiner Stern: *P. transitoria* n. sp. [m]).

ter der Gattung *Caumontisphinctes* aus der Niortense-Zone handeln (z.B. KAKHADZE 1936; KAKHADZE & ZESASHVILI 1956; ZESASHVILI 1963; AMANNIAZOV 1972; NIKANOROVA 1972; ROSTOVTSEV 1985; BESNOSOV & MITTA 1993, 1998, 2000). Die Gattung *Caumontisphinctes* erinnert tatsächlich frappierend an Parkinsonien. Dies gilt nicht nur für die skulpturellen Merkmale, sondern insbesondere auch für den

Bau der Sutur, worauf schon DIETL (1980) hingewiesen hatte und deswegen bereits an eine enge Verwandtschaft zwischen *Caumontisphinctes* und *Parkinsonia* dachte. Dasselbe wurde auch von CALLOMON (*in*: DONOVAN et al. 1981: 146, 151) angedeutet. Die Gattung *Caumontisphinctes* ist dimorph, wobei die Mündungsapophysen tragenden Mikroconche je nach Autor generisch oder subgenerisch als *Infraparkinsonia* abgetrennt werden. Die makroconchen Caumontisphincten sind allerdings im Gegensatz zu denjenigen von *Parkinsonia* bzw. *Durotrigensia* ausgesprochen kleinwüchsig und erreichen gerade ungefähr die durchschnittliche Größe von mikroconchen Parkinsonien. Im Zeitraum zwischen der späten Niortense-Zone und der Acris-Subzone fehlten bislang vermittelnde Formen, oder sie wurden zumindest nicht als solche erkannt.

Bei der jüngst erfolgten Bearbeitung exakt horizontiert gewonnenen Ammonitenmaterials aus dem Gebiet der östlichen Schwäbischen Alb fanden sich in der Tetragona-Subzone überraschenderweise nun auch Vertreter der Gattung *Parkinsonia*. Auf diese wurde bereits bei der Bearbeitung der Faunenhorizonte der Garantiana- und frühen Parkinsoni-Zone kurz hingewiesen (DIETZE et al. 2002: 40). Darin sowie in DIETZE & SCHWEIGERT (2000) findet sich eine detaillierte Beschreibung der Fundlokalitäten.

Dank

Für Auskünfte zum Verbleib von Sammlungsmaterial und die Ausleihe von unveröffentlichtem Belegmaterial danken wir Dr. T. Küchler (Bielefeld) und T. Wiese (Hannover). Prof. Dr. J. H. Callomon (London) gab uns zahlreiche wertvolle Ratschläge.

Abkürzungen:

D	Durchmesser [mm]	Za	Sekundärrippen / halber Umgang
Nw	Nabelweite [mm]	[m]	mikroconche Ammonitenart
Wh	Windungshöhe [mm]	[M]	makroconche Ammonitenart
Wb	Windungsbreite [mm]	SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Zi	Primärrippen / halber Umgang		

2. Systematik

Familie Perisphinctidae STEINMANN, 1890
Unterfamilie Parkinsoniinae BUCKMAN, 1920

Gattung *Parkinsonia* BAYLE, 1878

Typusart: *Ammonites parkinsoni* SOWERBY.

Parkinsonia (Parkinsonia) transitoria n. sp. [m]

Taf. 1, Fig. 1–3

1937 *Bigotites martiusi* BTZ. n. var. – WETZEL, S. 97 pars, nur Taf. 10, Fig. 14.
cf. 1973 *Bigotites*? *hennigi* BENTZ. – PAVIA, S. 137, Taf. 28, Fig. 4.
v 2002 *Parkinsonia* n. sp. [m]. – DIETZE et al., S. 15, 21.

Holotypus: Original zu Taf. 1, Fig. 1, aufbewahrt im SMNS, Inv.-Nr. 64657.
Locus typicus: Bopfingen; östliche Schwäbische Alb, Baden-Württemberg.
Stratum typicum: Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii (Ober-Bajocium, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont), vgl. Abb. 1.
Derivatio nominis: Nach der stratigraphisch und morphologisch zwischen *Caumontisphinctes* und *Parkinsonia* vermittelnden Form.

Nachweise: Südwestdeutschland (Ipfgebiet), Nordwestdeutschland, cf.-Exemplare aus den Westalpen.

Untersuchtes Material: Holotypus und Paratypus, ein weiteres Belegexemplar aus Röttingen.

Diagnose. – Mikroconche, evolute, grobberippte Art der Gattung *Parkinsonia* mit seitlicher Knötchenreihe auf den Rippenspaltpunkten, die auf halber Flankenhöhe liegen.

Diagnosis. – Microconchiate, evolute, coarsely ribbed species of *Parkinsonia*, with a row of lateral spines on the diverging points located on the middle of the flanks.

Beschreibung. – Beim Holotypus von *P. transitoria* n. sp. handelt es sich um ein Schalenexemplar. Auf der nicht abgebildeten Seite sind korrodierte Reste einer lappenartigen Mündungsapophyse erhalten, die es eindeutig als Mikroconch ausweisen. Partiell ist die kalzitische Ersatzschale abgeblättert, so daß der Steinkern frei liegt. Dort läßt sich an wenigen Stellen noch ermitteln, daß die Umbilikalloben nicht wie bei Perisphinctiden zurückhängen, sondern mit solchen von Parkinsonien übereinstimmen. Die inneren Kammern sind von hellem Kalzit erfüllt. Vor der Mündung befindet sich der Rest einer kleinen *Garantiana*-Innenwindung.

Die Berippung besteht aus überwiegend bifurcaten Rippen neben einigen zwischengeschalteten Einzelrippen. Die Rippen besitzen recht tief, etwa auf der Flankenmitte oder wenig höher gelegene Spaltpunkte, auf denen spitze Knötchen aufsitzen. Dieses Stadium wurde von Hahn (1970: 14f.) als Charakteristikum der Parkinsoniidae angesehen. Die Knötchen befinden sich auf gleicher Höhe auch auf den Einfachrippen. Unterhalb des Knötchens verlaufen die Rippen rectiradiat bis schwach prorsiradiat, oberhalb des Spaltpunkts schwingen sie dann stark nach vorne. Auf der Ventralseite des Steinkerns schwächen sich die Rippen allmählich ab, so daß sie sich in der Symmetrieebene nicht treffen, sondern ein glattes Band freilassen. Die Rippen beider Flanken laufen auf der Ventralseite in einem spitzen Winkel aufeinander zu, wobei sie sich aber nicht streng gegenüberstehen, sondern oft etwas alternieren. Einschnürungen fehlen beim Holotypus vollkommen. Auch bei den übrigen beiden Stücken sind höchstens leichte Unregelmäßigkeiten im Rippenabstand vorhanden.

Bei einem weiteren Exemplar von *Parkinsonia transitoria* n. sp. aus Röttingen (Taf. 1, Fig. 3) konnte auf der rückseitigen Flanke ein Stück der Sutur besser als am Holotypus untersucht und mit derjenigen einer jüngeren *Parkinsonia*, nämlich *P. acris* Wetzel, verglichen werden (Abb. 2). Hierbei ergab sich ein prinzipiell übereinstimmender Verlauf, was die Zuordnung dieses Taxons zur Gattung *Parkinsonia* zusätzlich unterstreicht. Auch Wetzel (1911: 182) beschrieb bereits den im Vergleich mit Perisphinctiden einfacheren Bau der Sutur. Seine zeichnerische Darstellung (Wetzel 1911, Abb. 29) ist zwar etwas stilisiert, da ihm wohl ein angewittertes Stück vorgelegen hatte, gibt aber dennoch die Charakteristika zutreffend wieder. Die Sutur von *Parkinsonia transitoria* n. sp. steht jüngeren Parkinsonien deutlich näher als jenen der Gattung *Caumontisphinctes* (vgl. Dietl 1980, Abb. 3), wogegen die Suturen von Perisphinctiden wie *Bigotites* oder *Cleistosphinctes* durch ihre stark zurückhängenden Umbilikalloben völlig abweichen.

Vergleiche. – Das von Wetzel (1937, Taf. 10, Fig. 14) in Lateralansicht abgebildete Stück dürfte ebenfalls zur Art *Parkinsonia transitoria* n. sp. gehören. Es wurde in den Bielefelder „Perisphincten-Schichten“ gefunden, die zur Tetragona-Subzone

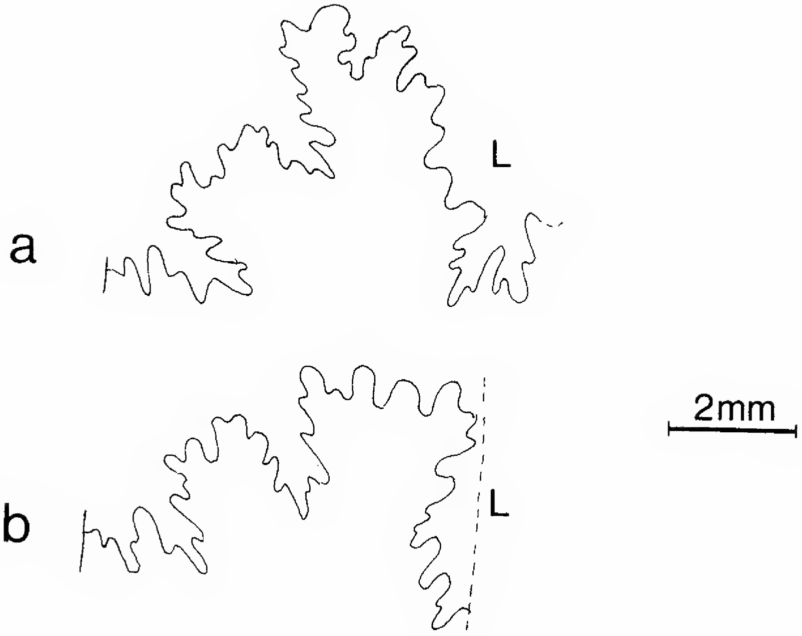


Abb. 2. Vergleich eines homologen Abschnitts der Sutur von a) *Parkinsonia acris* WETZEL (SMNS Inv.-Nr. 64668) bei Wh ~10 mm und b) *Parkinsonia transitoria* n. sp. (SMNS Inv.-Nr. 64659) bei Wh ~12 mm, L = Laterallobus, Internseite jeweils links.

gehören. Das aus der ALTHOFF'schen Sammlung stammende Stück ist leider weder am Naturkundemuseum Bielefeld noch am Niedersächsischen Landesamt für Bodenforschung in Hannover auffindbar. An letztere Institution soll das WETZEL'sche Belegmaterial kurz nach dem 2. Weltkrieg übergeben worden sein, doch befand sich das gesuchte Stück nicht darunter, so daß es nicht überprüft werden konnte. Bei den noch vorhandenen Stücken mit entsprechender Bestimmung als „*Bigotites martiusi* BTZ." handelt es sich um *Cleistosphinctes* ex gr. *althoffi*.

Gleichfalls in die Nähe von *Parkinsonia transitoria* n. sp. gehört wohl das von PAVIA (1973, Taf. 28, Fig. 4) abgebildete, nicht ausgewachsene Exemplar, das dieser zu *Bigotites*? *hennigi* BENTZ gestellt hat. Neben diesem lagen ihm vier weitere, nicht abgebildete, ebenfalls juvenile Exemplare vor, die in den Profilen von Chaudon und Ravin du Feston bei Digne aus der höheren Dichotoma-Subzone und der Trauthi (= Subgaranti bzw. Garantiana)-Subzone stammen. Bei seiner Übersicht über die Gattung *Caumontisphinctes* ordnete DIETL (1980: 17) diese Stücke der Gattung *Caumontisphinctes* zu. Der im 2. Weltkrieg zerstörte Lectotypus von *Caumontisphinctes hennigi* (BENTZ 1924, Taf. 9, Fig. 1) stammte nachweislich aus der Niortense-Zone. Aufgrund der verhältnismäßig kurzen stratigraphischen Reichweiten der verschiedenen Morphospezies von *Caumontisphinctes* nahm DIETL an, daß die von PAVIA publizierten Stücke zu einem anderen Taxon gehören müßten. Das abgebildete Stück besitzt im Vergleich mit *C. hennigi* (BENTZ) einen deutlich tiefer auf der Flanke gelegenen Rippenspaltpunkt und stark prorsiradiate Sekundärrippen sowie im Unterschied zu den oben beschriebenen Exemplaren von *Parkinsonia transitoria* n. sp. zwei deutliche Einschnürungen, möglicherweise eine Reminiszenz an die Gattung *Caumontisphinctes*. Aufgrund der Unvollständigkeit ist aber nicht mit letzter Sicherheit zu entscheiden, ob bei diesem Stück ein Mikroconch oder ein Makroconch vorliegt.

Von den jüngeren mikroconchen Morphospezies *Parkinsonia acris* WETZEL, *P. subarietis* WETZEL, *P. arietis* WETZEL, *P. praearietis* ROCHÉ, *P. interrupta* (BRUGIÈRE), *P. doneziana* BORISSJAK und allen übrigen bisher beschriebenen Parkinsonien läßt sich *P. transitoria* n. sp. durch ihren deutlich tiefer auf der Flanke liegenden, bedornten Rippenspaltpunkt unterscheiden.

Maße:

	D	Wh	Wb	Nw	Zi	Za
Holotypus	84	23	19	40	23	36
SMNS 64659	64	19,5	14	29,5	19	35
SMNS 64658	48,5	13	10,5	24	19	32

Zusammen mit *Parkinsonia transitoria* n. sp. treten im *tetragona*-Faunenhorizont der Tetragona-Subzone die folgenden Ammonitenarten auf: *Garantiana tetragona* WETZEL (inklusive Varietäten) [M], *G. quenstedti* WETZEL [M], *Pseudogarantiana minima* BENTZ [m], *Cleistosphinctes* ex gr. *althoffi* (WETZEL)[m] und *Prorsisphinctes* sp. [M].

Parkinsonia (Durotrigensia) opiensis n. sp. [M]
Taf. 2

v 2002 *Parkinsonia* n. sp. [M]. – DIETZE et al., S. 12, 20.

Holotypus: Original zu Taf. 2, aufbewahrt im SMNS, Inv.-Nr. 64660.
Locus typicus: Bopfingen, östliche Schwäbische Alb, Baden-Württemberg.
Stratum typicum: Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Ober-Bajocium, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont, vgl. Abb. 1.
Derivatio nominis: Nach dem römischen Kastell Opie in Bopfingen-Oberdorf.
Nachweise: Südwestdeutschland (Ipfgebiet).
Material: Nur der Holotypus.

Diagnose. – Großwüchsige, mäßig involute, sehr grob und lang anhaltend konkav berippte Art der Gattung *Parkinsonia*.

Diagnosis. – Large macroconch species of *Parkinsonia*, moderately involute coiling, with very coarse, long persisting concave ribbing.

Beschreibung. – Beim Holotypus, dem bislang einzigen bekannten Stück von *Parkinsonia opiensis* n. sp., handelt es sich um einen bis zum Ende gekammerten, unverdrückten Phragmokon mit Schalenresten. Auf der Schale sind Reste von aufgewachsenen Serpuliden und Austern erkennbar. Die Matrix besteht aus einem gelbbraun bis ockergelb verwitternden Kalkmergel mit darin eingelagerten kleinen dunkelbraunen Eisenooiden. Das Gehäuse ist relativ involut, so daß sich die Windungen zu etwa 70% umfassen. Der Windungsquerschnitt ist hochoval und verschlankt sich im Adultstadium. Obwohl man den Verlauf der Lobenlinie auf der rückwärtigen, nicht abgebildeten Flanke aufgrund von Verwitterung nicht mehr exakt erkennen kann, ist noch gut erkennbar, daß die Umbilikalloben nicht zurückhängen, sondern radial verlaufen.

Die Skulptur besteht bis zu einem Durchmesser von etwa 200 mm aus breiten, kräftigen, konkav gebogenen Rippen, die etwas oberhalb der Flankenmitte in gleich-starke Sekundärrippen aufgabeln. Zusätzlich treten Schaltrippen hinzu. Einschnürungen sind nicht vorhanden. Auf den Innenwindungen sind die Rippen recht scharf und vorwiegend rectiradiat. Bis zu einem Durchmesser von etwa 45 mm sind auf den Rippenspaltpunkten gelegentlich noch schwache Knötchen entwickelt, anschließend wird der Spaltpunkt durch die zunehmende Gehäuseinvolution verdeckt. Auf der äußeren Windung sind keine Knoten auf den Spaltpunkten mehr ausgebildet. Ab dem Durchmesser von 200 mm erlöschen die Primärrippen und die innere Flanke wird glatt, während zunächst weiterhin kräftige Sekundärrippen ausgebildet sind. Die Sekundärrippen erlöschen erst einen halben Umgang später. Auf der Ventralseite, soweit sie der Beobachtung zugänglich ist, bleibt ein medianer Streifen skulpturlos. Die Rippen der gegenüberliegenden Flanken stehen sich nicht immer genau gegenüber, sondern alternieren gelegentlich.

Vergleiche. – Von den meisten übrigen makroconchen Parkinsonien unterscheidet sich *P. opiensis* n. sp. durch ihre bereits auf den innersten Windungen vorhandene grobe Berippung bei gleichzeitiger beträchtlicher Involution. Die Art *Parkinsonia (Durotrigensia) bradstockensis* DIETZE ist auf den Innenwindungen ähnlich grob berippt, und auch die ontogenetische Skulpturentwicklung ist in beiden Taxa nahezu identisch, doch ist *P. bradstockensis* wesentlich evoluter und weist einen deutlich schlankeren Windungsquerschnitt auf. Andere makroconche Parkinsonien besitzen außerdem in der Regel stärker prorsiradiate Primärrippen (vgl. NICOLESCO 1927).

Einen ähnlichen Habitus wie *P. opiensis* n. sp. besitzen außerdem manche Vertreter der erst später, im Verlauf der Parkinsoni-Zone, erscheinenden Untergattung *Gonolkites*, die jedoch meist sehr fein berippte Innenwindungen aufweisen. Allerdings finden sich in ihr auch gröber berippte Formen. Ähnlich großwüchsig wie *Parkinsonia opiensis* n. sp. sind auch die Vertreter der mit Parkinsonien bemerkenswert homöomorphen Perisphinctiden-Gattung *Bigotites*. Deren Vorkommen wird aus der Tetragona-Subzone angeführt (RIOULT et al. 1997), doch scheint ihre Hauptverbreitung erst in der Parkinsoni-Zone zu liegen (freundl. Mitt. J. H. CALLOMON, London). Die Gattung *Bigotites* zeichnet sich durch sehr ausgeprägte, stark prorsiradiate Einschnürungen, einen rundlichen, niedrigen Windungsquerschnitt und eine tiefe Ventralfurche zumindest auf den inneren Windungen aus. Die Skulptur erinnert allerdings durchaus bei manchen Arten an *Parkinsonia*. Aus diesem Grund wurden sie gelegentlich auch damit verwechselt. Dies gilt beispielsweise für die makroconche Gattung *Haselburgites* BUCKMAN, deren aus der Parkinsoni-Zone stammende Typusart *H. admirandus* (BUCKMAN 1921, Taf. 203) wegen der deutlich zurückhängenden Umbilikalloben ein typischer *Bigotites* ist, so daß diese Gattungen als synonym angesehen werden müssen (ARKELL 1957: 313). Unter manchen als „*Haselburgites*“ bezeichneten Formen (vgl. BESNOSOV & MITTA 1993: 213ff.) befinden sich umgekehrt aber auch echte makroconche Parkinsonien, wie *P. bomfordi* ARKELL oder *P. schloenbachi* (SCHLIPPE). Von *Parkinsonia* unterscheidet sich *Bigotites* grundsätzlich durch seine sehr charakteristische Lobenlinie mit stark zurückhängenden Umbilikalloben und das Auftreten von Einschnürungen (vgl. NICOLESCO 1932). Außerdem bleibt *Bigotites* im Gegensatz zu den Parkinsonien niedermündiger. Im südwestdeutschen Jura ist die Gattung *Bigotites* bisher nicht sicher nachgewiesen; bei den früher gelegentlich so bestimmten Stücken handelt es sich wohl um Angehörige der Gattung *Prorsisphinctes* oder deren mikroconchen Partner *Cleistosphinctes* (vgl. DIETZE et al. 2002: 37 ff.).

Maße:

	D	Wh	Wb	Nw	Zi	Za
Holotypus	290	100	73	106	–	–
	230	82	66	86	19	?

Die Art *Parkinsonia opiensis* n. sp. wird im *wetzeli*-Faunenhorizont der Tetragona-Subzone von den folgenden Ammonitenarten begleitet: *Garantiana wetzeli* Trauth (inklusive Varietäten) [M], *Pseudogarantiana dichotoma* Bentz [m], *P. minima* (Wetzel) [m], *Prorsisphinctes* ex gr. *pseudomartinsi* (Siemiradzki) [M], *Cleistosphinctes* ex gr. *althoffi* (Wetzel) [m] und *Strigoceras* sp. [M].

Nicht auszuschließen ist, daß die hier neu eingeführten Taxa *Parkinsonia transitoria* n. sp. und *P. opiensis* n. sp. die Dimorphen einer einzigen Biospezies darstellen. Sie stammen zwar nicht aus demselben Horizont, doch beobachtet man im *wetzeli*-Horizont auch bei den Perisphinctiden eine Anreicherung der makroconchen Formen, während der darüberfolgende *tetragona*-Horizont von den Mikroconchen dominiert wird (Dietze et al. 2002: 20f.). Aufgrund der bestehenden Unsicherheit und der starken Ausprägung des Dimorphismus halten wir die beiden Taxa getrennt.

3. Diskussion

Mit dem Nachweis von Parkinsonien in der Tetragona-Subzone verringert sich die Nachweislücke für diese Ammonitengruppe. Auch aus der späten Dichotoma- und der Subgaranti- (= Garantiana-) Subzone von Nordwestdeutschland und den Westalpen liegen mutmaßliche Nachweise früher Parkinsonien vor. Sofern die Annahme richtig ist, daß das Dimorphenpaar *Caumontisphinctes/Infraparkinsonia* die Wurzel der Parkinsonien darstellt, bleibt der Übergangsbereich von der Baculata-Subzone bis zur Dichotoma-Subzone noch immer äußerst spärlich mit vermittelnden Formen belegt. Während sich die mikroconche *Parkinsonia transitoria* n. sp. relativ leicht an die jüngeren Formen aus der Acris-Zone anschließen läßt, überrascht besonders der große Durchmesser und die starke Involution der makroconchen *Parkinsonia opiensis* n. sp. Es kann nicht völlig ausgeschlossen werden, daß der Holotypus eine extreme Variante der neuen Art darstellt. Im Astarte Bed von Burton Bradstock (Acris-Subzone) konnten vor kurzem anläßlich einer großen Grabungskampagne im Winter 2001/2002 einige ebenfalls ca. 30 cm Endgröße erreichende Stücke von *P. bradstockensis* geborgen werden (freundl. Mitteilung D. Sole, Lyme Regis). Wie bereits oben ausgeführt, stimmt dagegen die ontogenetische Skulpturentwicklung zwischen *P. opiensis* n. sp. und *P. bradstockensis* überein. Der Größenunterschied zwischen *Parkinsonia opiensis* n. sp. und den letzten sicheren, aus der Baculata-Subzone beschriebenen Caumontisphincten ist allerdings enorm. Andererseits besteht auch ein beachtlicher Größenunterschied der Caumontisphincten zu der nächstjüngeren makroconchen Form *Parkinsonia bradstockensis* aus der Acris-Subzone.

Die Entwicklung von *Caumontisphinctes/Infraparkinsonia* zu *Parkinsonia/Durotrigensia* dürfte sich im Gebiet der westlichen Tethys abgespielt haben, da das Ausgangspaar nach heutiger Kenntnis auf dieses Gebiet beschränkt ist. Nach der Niortense-Zone (Baculata-Subzone) scheint sich die Gruppe in ein Reliktareal zurückgezogen zu haben, das bisher nicht sicher lokalisiert werden konnte. Ob dieses im kaukasischen Raum zu suchen ist, aus dem vage Hinweise auf parkinsoniide Ammoniten aus dem fraglichen Zeitraum angegeben werden, erscheint fraglich. BESNOSOV & KUTUZOVA (1982) trennten die frühen grobrippigen, weitnabeligen Parkinsonien unter dem Gattungsnamen *Rarecostites* von *Parkinsonia* s. str. ab und bezogen die Acris-Subzone noch in die Garantiana-Zone mit ein. Durch dieses Vorgehen bleibt die Gattung *Parkinsonia* künstlich auf die Parkinsoni-Zone sensu anglico beschränkt. Die Vertreter von *Rarecostites* sollen schon in der Subfurcatum(= Niortense)-Zone einsetzen und in die Parkinsoni-Zone (Acris-Subzone) reichen. Die Angabe über das angebliche Vorkommen von *Rarecostites radiatus* (RENZ) aus der oberen Subfurcatum- bis in die Garantiana-Zone des Kaukasus bei BESNOSOV & MITTA (1993: 178), gibt keinen stichhaltigen Anhaltspunkt für das Vorliegen echter früher Parkinsonien. Wie bereits von DIETZE (2000) ausgeführt wurde, handelt es sich bei dem Taxon *Parkinsonia radiata* (RENZ) um ein nomen dubium, dessen Typushorizont in der Acris-Subzone des Ipfgebiets liegt. Das damit ursprünglich verglichene Material aus dem Kaukasus entstammt keiner horizontierten Aufsammlung, vielmehr sind, wie RENZ (1904: 78) selbst schrieb, sämtliche Zonen des unteren Dogger darin vertreten. Das von BESNOSOV & MITTA (1993, Taf. 34, Fig. 4 bzw. 1998, Taf. 16, Fig. 13) unter diesem Namen abgebildete Exemplar unterscheidet sich von *Parkinsonia transitoria* n. sp. durch seine nur ganz schwach prorsiradiaten Sekundärrippen und einen deutlich höheren Rippenspaltpunkt. Wahrscheinlich repräsentiert dieses Stück einen Vertreter der Gattung *Caumontisphinctes*. Die größte Übereinstimmung besteht mit dem bereits oben erwähnten *C. hennigi* (BENTZ). Bei der Art *Rarecostites tenuicostatus* BESNOSOV, die ebenfalls aus der Subfurcatum (= Niortense)-Zone des Kaukasus angeführt wird, scheint es sich ebenfalls um einen Caumontisphincten zu handeln, der etwas dichter berippt ist und insofern noch der Art *C. polygyralis* BUCKMAN nahesteht. Nicht auszuschließen ist aber, daß diese Formen schließlich zu *Parkinsonia transitoria* n. sp. überleiten, indem es zu einer progressiven Größenzunahme und einer gleichzeitigen Herabverlegung des Rippenspaltpunkts kommt.

Der eindeutige Nachweis früher Parkinsonien in der Tetragona-Subzone und weiterer vermutlich ebenfalls zur Gattung *Parkinsonia* gehörender Stücke aus der Dichotoma- und Subgaranti-Subzone der Westalpen zeigt die Notwendigkeit an, die Basis der Parkinsoni-Zone mittels eines charakteristischen Faunenhorizonts zu definieren und keinesfalls mit dem Erstauftreten dieser Gattung.

4. Literatur

AMANNIAZOV, K. (1972): Asian Parkinsoniids. 34 S., 11 Taf., 2 Tab.; Ashchabad (Turkmenische Gorkij-Staatsuniversität, Geol. Amt SM TSSR). – [Russisch]

ARKELL, W. J. (1957): Cephalopoda, Ammonoidea. - *In*: MOORE, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part L, Mollusca 4. 80–490, 558 Abb.; Lawrence/Kansas (University Press).

BENTZ, A. (1924): Die Garantienschichten von Norddeutschland mit besonderer Berücksichtigung des Brauneisen-Oolithhorizontes von Harzburg. – Jb. Preuß. geol. Landesanstalt, **45**: 119–93, 6 Taf.; Berlin.

BESNOSOV, N. V. & KUTUZOVA, V. V. (1982): The Systematics of the Parkinsoniids (Ammonitida). – Palaeont. J., **16**/3: 41–52, 2 Taf.; Moskva. – [Russisch]

BESNOSOV, N. V. & MITTA, V. V. (1993): Late Bajocian and Bathonian ammonitids of the Northern Caucasus and Middle Asia. 348 S., 59 Taf., 4 Abb.; Moskva (VNIGNI). – [Russisch]

– & – (1998): Catalogue of Ammonitida and key sections of the Upper Bajocian – Lower Bathonian of North Caucasus. – Bulletin of CF VNIGNI, **1**: 1–70, 30 Taf., 6 Abb.; Moskva. – [Russisch]

– & – (2000): Jurassic geology and ammonites of Great Balkhan (Western Turkmenistan). – Bulletin of CF VNIGNI, **5**: 1–115, 30 Taf., 11 Abb., 1 Tab.; Moskva. – [Russisch]

BUCKMAN, S. S. (1921): Type ammonites. S. 31–32, 15 Taf., 1 Abb.; London (Wesley).

DIETL, G. (1980): Die Gattung *Caumontisphinctes* aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mittl. Jura). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **51**: 1–43, 5 Taf., 5 Abb.; Stuttgart.

– (1990): Remark to the subzonal subdivision of the Parkinsoni-Zone. – *In*: CRESTA, S. & PAVIA, G. (Hrsg.): Proceedings of the Meeting on Bajocian Stratigraphy. – Mem. Carta Geol. Italia, **40**: 115–116; Roma.

DIETZE, V. (2000): Feinstratigraphie und Ammonitenfauna der Acris-Subzone (Parkinsoni-Zone, Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **295**: 1–43, 13 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

DIETZE, V. & SCHWEIGERT, G. (2000): Zur Stratigraphie und Ammonitenführung des Ober-Bajociums und Bathoniums, insbesondere der Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, von Röttingen (östliche Schwäbische Alb, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **284**: 1–15, 2 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

DIETZE, V., SCHWEIGERT, G., CALLOMON, J. H. & GAUTHIER, H. (2002): Garantiana- und frühe Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, SW-Deutschland) mit Bemerkungen zur Phylogenie der Ammonitengattung *Garantiana*, MASCKE, 1907. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **315**: 1–89, 17 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; Stuttgart

DONOVAN, D. T., CALLOMON, J. H. & HOWARTH, M. K. (1981): Classification of Jurassic Ammonitina.- *In*: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R. (Hrsg.): The Ammonoidea. – Systematic Association, spec. Vol., **18**: 101–155, 5 Abb.; London & New York (Academic Press).

HAHN, W. (1970): Die Parkinsoniidae S. BUCKMAN und Morphoceratidae HYATT (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **12**: 7–62, 8 Taf., 8 Abb.; Freiburg i. Br.

KAKHADZE, J. R. (1936): Les Ammonites Bajociennes de la Géorgie Occidentale. – Bull. Inst. Géol. Géorgie, **2/2**: 123–199, 8 Taf., 1 Tab.; Tbilisi.

KAKHADZE, J. R. & ZESASHVILI, V. I. (1956): Bajocian fauna from the valleys of the Kuban and some of its affluents. – Trudy Geol. Inst. Akad. Nauk Georg. S. S. R., Ser. Geol., **9/14,2**: 5–55, 8 Taf., 9 Abb.; Tbilisi. – [Russisch]

NICOLESCO, C.-P. (1927): Étude monographique du genre *Parkinsonia*. – Mém. Soc. géol, France, N. S, **9**: 1–84, 16 Taf., 35 Abb.; Paris.

– (1932): Étude monographique du genre *Bigotites*. – Mém. Soc. Geol. France, N.S., **17**: 1–52, 8 Taf., 8 Abb.; Paris.

NIKANOROVA, L. A. (1972): Stratigraphy and some ammonite species of the Middle Jurassic of the Central Caucasus. – Bjulleten Moskovskogo obščestva ispytatele prirody, otdel geol., **47/2**: 58–69, 3 Taf., 3 Abb.; Moskva & Leningrad. – [Russisch]

PAVIA, G. (1972): Ammoniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, Dip. Basses-Alpes). – Boll. Soc. paleont. Italiana, **10** (1971): 75–142, 29 Taf., 8 Abb.; Modena.

QUENSTEDT, F. A. (1886–1887): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **2**. Der Braune Jura. 441–815, Taf. 55–90; Stuttgart (Schweizerbart).

RENZ, C. (1904): Der Jura von Daghestan. – N. Jb. Mineral., Geol., Palaeont., **1904**(2): 71–85, 4 Abb.; Stuttgart.

RICHE, A. & ROMAN, F. (1921): La montagne de Crussol. Étude stratigraphique et paléontologique. – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **1**: 1–188, 8 Taf., 23 Abb.; Lyon.

RIOULT, M., CONTINI, D., ELMI, S. & GABILLY, J. (1997): Bajocien. – *In*: CARIOU, É. & HANTZPERGUE, P. (Hrsg.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. – Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém., **17**: 51–54, 2 Taf., 1 Tab.; Pau.

ROMAN, F. & PÉTOURAUD, C. (1927): Étude sur la faune du Bajocien superieur du Mont d'Or Lyonnais (Ciret) – I. Cephalopodes. – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **11/9**: 5–55, 7 Taf., 7 Abb.; Lyon.

ROSTOVTSEV, K. O. (1985): Ammonoidea. – *In*: ROSTOVTSEV, K. O., PROSOROVSKAJA, E. L., VUKS, V. J. & BELENKOVA, V. S. (Hrsg.): The Jurassic deposits of the south part of the

Transcaucasus. – Trudy MSK, NAUKA Leningrad, **15**: 117–168, Taf. 30–46, Abb. 13–24; Leningrad. – [Russisch]

Schmidtill, E. & Krumbeck, L. (1931): Über die Parkinsonienschichten Nordbayerns mit besonderer Berücksichtigung der Parkinsonienschichten Nordwestdeutschlands. – Jb. Preuß. geol. Landesanst., **51**: 819–894, 10 Taf.; Berlin.

Schweigert, G. (2000): Über den Aptychus der mitteljurassischen Ammonitengattung *Kosmoceras*. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **2000**: 698–704, 1 Abb.; Stuttgart.

Wetzel, W. (1937): Studien zur Paläontologie des nordwestdeutschen Bathonien. – Palaeontographica, A, **87**: 77–157, 6 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

Zesashvili, V. I. (1963): Some representatives of the western Georgian Middle Jurassic faunas. – Trudy Palaeont. Akadem. Nauk GSSR, ser. Geol., **13/18**: 5–35, 3 Taf.; Tbilisi. – [Russisch]

Anschriften der Autoren:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D – 70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert.smns@naturkundemuseum-bw.de

V. Dietze, Benzstr. 9, D – 73469 Riesbürg.
E-mail: v.dietze@t-online.de

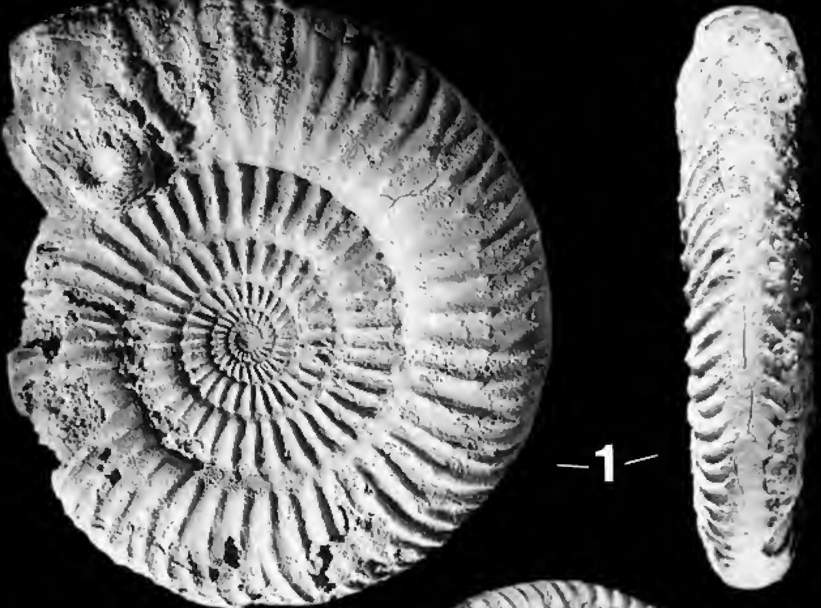
Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D – 70191 Stuttgart.
E-mail: g.dietl.smns@naturkundemuseum-bw.de

Tafel 1

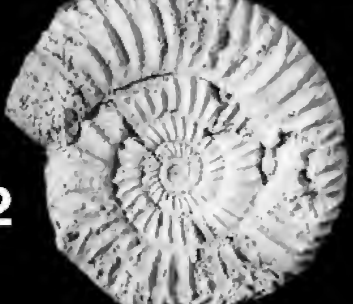
Fig. 1. *Parkinsonia (Parkinsonia) transitoria* n. sp. [m], Holotypus. Bopfingen, Jahnstraße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont; SMNS Inv.-Nr. 64657 (leg. V. Dietze). – x1.

Fig. 2. *Parkinsonia (P.) transitoria* n. sp. [m]. Bopfingen, Aalener Str., Parkinsonien-Oolith, Schicht P1aii, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *tetragona*-Horizont; SMNS Inv.-Nr. 64658 (leg. V. Dietze). – x1.

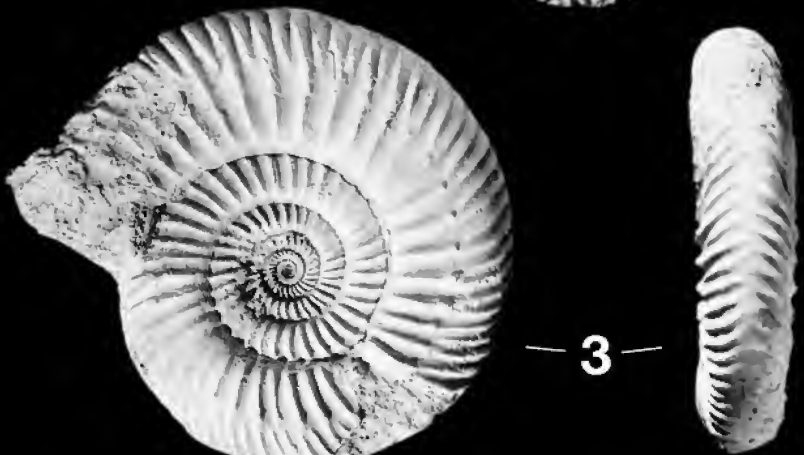
Fig. 3. *Parkinsonia (P.) transitoria* n. sp. [m]. Röttingen, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1a, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone; SMNS Inv.-Nr. 64659 (leg. V. Dietze). – x1.



1



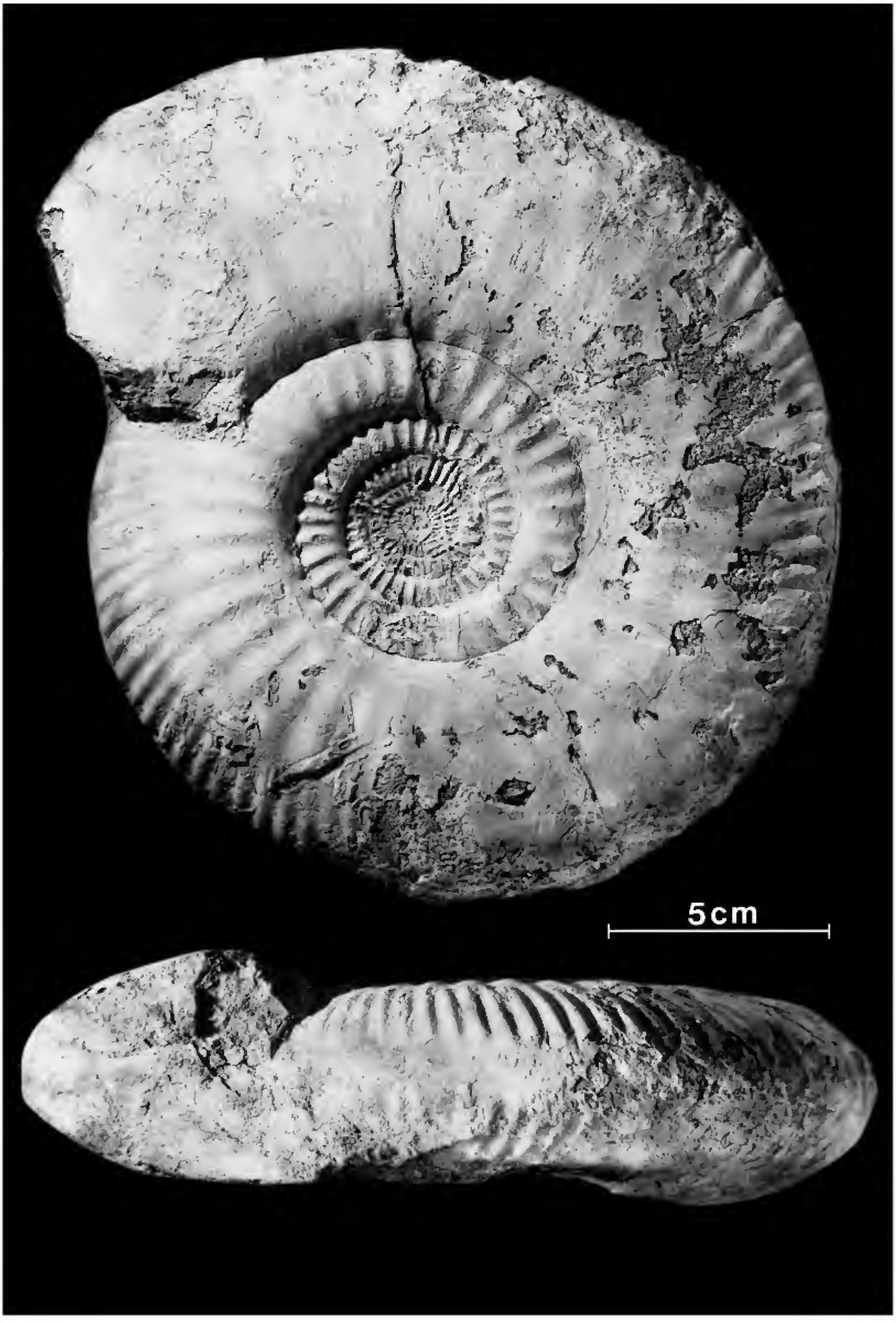
2



3

Tafel 2

Parkinsonia (Durotrigensia) opiensis n. sp. [M], Holotypus. Bopfingen, Aalener Straße, Parkinsonien-Oolith, Schicht P1ai, Garantiana-Zone, Tetragona-Subzone, *wetzeli*-Horizont; SMNS Inv.-Nr. 64660 (leg. V. DIETZE).


5 cm

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 321	9 pp., 2 figs.	Stuttgart, 31. 5. 2002

The last trematosaurid amphibian *Hyperokynodon keuperinus* revisited

By Rainer R. Schoch, Berlin, Andrew R. Milner, London
& Hanna Hellrung, Stuttgart

With 2 figures

Summary

A second trematosaurid specimen from the Schilfsandstein (Carnian) of the Heilbronn area (northern Baden-Württemberg, southwestern Germany), is described. It comprises a large portion of the postorbital skull region, which was extraordinarily slender and elongated. It is argued that the specimen is most plausibly attributed to *Hyperokynodon keuperinus*, which is based on the only other known trematosaurid find from the Schilfsandstein. The new specimen adds information on the size and morphology of *Hyperokynodon*, suggesting it to represent a highly derived lineage within the subfamily Tertreminae. It shows that by Carnian time, unexpectedly large, slender-snouted temnospondyl predators existed in Central European river systems, prior to the diversification of the Parasuchia.

Zusammenfassung

Aus dem Schilfsandstein der Heilbronner Gegend wird ein zweites Exemplar eines trematosauriden Amphibs beschrieben, das aus alten Beständen der Stuttgarter Sammlung stammt. Es handelt sich um den größten Teil eines ungewöhnlich langgestreckten und schlank gebauten Postorbitalschädels. Dieses Exemplar wird von uns dem tertreminen Trematosaurier *Hyperokynodon keuperinus* zugeordnet, dessen Holotypus ebenfalls aus dem Schilfsandstein von Heilbronn stammt. Der neu zugeordnete Fund erlaubt eine umfassendere Rekonstruktion des Schädels von *Hyperokynodon* und zeigt, daß es sich um eine hoch abgeleitete, außerordentlich großwüchsige Gattung innerhalb der Tertreminae handelt. Die neuen Befunde belegen, daß während des Karn ungeahnt große und langschädelige amphibische Räuber in mitteleuropäischen Flußsystemen lebten, und zwar vor der Diversifizierung der Parasuchier.

1. Introduction

Trematosaurids are long-snouted to gavialiform temnospondyl amphibians known primarily from Lower Triassic horizons (Warren & Black 1985; Hellrung 1987; Hammer 1987; Milner 1993). The family achieved early significance as a result of the detailed work of Burmeister (1849) on *Trematosaurus brauni*. As a zoologist, BURMEISTER was able to take an unconventional perspective on these lower tetrapods, reconstructing the skulls rather than figuring the original specimens. His account of the Buntsandstein labyrinthodonts from Bernburg near Halle still stands among the most detailed descriptions of a trematosaur. As a consequence, relatives of *Trematosaurus* were clearly recognisable and the family has expanded considerably over the subsequent 150 years. Recently, however, it has been argued to be paraphyletic in relation to the Upper Triassic Almasauridae and Metoposauridae and has consequently been split into three families (SCHOCH & MILNER 2000). The majority of genera still form a substantial family Trematosauridae definable as a clade, but genera such as *Lyrocephaliscus*, *Inflectosaurus* and *Platystega* are now assigned elsewhere.

Trematosaurids sensu stricto make their first appearance with *Aphaneramma kokeni* in the Mittiwali Member of *Prionolobus* Beds (Induan: Griesbachian), Pakistan (HUENE 1920). By the Olenekian, they are widespread and abundant, occurring from Laurussia (Arizona, Greenland, Spitsbergen, Germany, and the Cis-Urals), over Northern Gondwana (India) to Southern Gondwana (Madagascar, South Africa, and Australia), see HELLRUNG (1987). More recently, it has become clear the lonchorhynchine trematosaurids survived widely into the early Mid-Triassic, with specimens now known from Nova Scotia, North Africa and India (WELLES 1993).

In the 1980's, a vertebrate specimen known for over a century, namely *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852 from the Schilfsandstein (Middle Carnian) of Heilbronn in northern Baden-Württemberg, was recognised as the first Upper Triassic trematosaurid (HELLRUNG 1987). This find, a giant snout of a moderately long-snouted trematosaurid, is not only the largest, but also the stratigraphically youngest representative of the Trematosauridae, and its peculiar morphology had long puzzled palaeontologists.

Recently, another trematosaurid specimen – SMNS 55910 – has been recognised from the same horizon, and a locality very close to that of *Hyperokynodon*. It merits description as only the second specimen of an Upper Triassic trematosaurid containing new morphological information about the latest members of this group. It was recognised by RRS and ARM independently during examination of the SMNS metoposaurid collection, and the unusual morphology of the find was clearly in conflict with the original label. Subsequent collaborative study confirmed that the specimen is a fragmentary posterior skull table, preserved as a skulptursteinkern (i.e. an internal cast with imprinted sculpture), with traces of the cultriform process in the palate and marginal teeth of the maxilla and ectopterygoid. It can be unambiguously characterized as the posterior skull of an extremely large trematosaurid amphibian.

2. Specimen history

The holotype of *Hyperokynodon keuperinus* was found to the northeast of Heilbronn (topographical map 1:25.000, sheet 6821), at the northwestern rim of the Löwensteiner Berge. The exact location of the type locality is uncertain (HELLRUNG 1987: 2), although KEHRER (1848) indicated the Wartberg (formerly: Warthberg) by adding a map of the area north of Heilbronn, in which two quarries were figured. This area bore numerous quarries during the eighteenth and nineteenth century (pers. comm. R. WILD and M. URLICHS to RRS).

The second specimen (SMNS 55910) was apparently found nearly in the same area: east of the city of Heilbronn at the large sandstone quarry north of the Jägerhaus. The label of the specimen reads as follows: "*Metopias diagnosticus* H. v. M., Schädelstück; Schilfsandstein; Heilbronn, Jägerhaus; Dr. BRUCKMANN." FRAAS (1889: 140) referred to this specimen only as *Metopias* "from Heilbronn", and it has subsequently received only brief mention by MILNER (1994: 10) and SCHOCH & MILNER (2000: 111). The specimen is not as spectacular as the famous finds of *Metoposaurus diagnosticus* from Hanweiler and the Feuerbacher Heide, and it appears that no previous author paid particular attention to it. The catalogue of the museum's trade activities contains a note that Dr. BRUCKMANN (from Cannstatt - now Stuttgart-Bad Cannstatt according to FRAAS' notes in SMNS files, see also MAYER 1973) had donated several fossils to the Königlich-Württembergisches Naturaliencabinet, the forerunner of the SMNS.

3. Description of SMNS 55910

Extrapolation from the known dimensions, scaled against the large trematosaurine trematosaurid *Trematosuchus sobeyi* (HAUGHTON 1915), suggests a total skull length of approximately 80 cm. The specimen represents about one-third of the postorbital skull table with some traces of palate visible on the ventral side of the block. It appears to be a skulptursteinkern of the postorbital skull: the natural mould of the internal surface of the skull table combined with traces of dermal sculpture and lateral-line sulci suggest that the bone had been highly compressed before solution, so that dorsal and ventral dermal features are now visible together on the mould. The sutures of the skull roofing elements are largely preserved as positive, serrated lines. Cranial elements represented include both frontals, postfrontals and parietals, the left postorbital, jugal and supratemporal, and traces of the parasphenoid, left maxilla, ectopterygoid and squamosal. The posteromedial margin of the right orbit margin is visible, and from this, and the preserved internal cast of the left jaw margin, it is clear that the orbits were situated very close to the jaw margin and separated by about two orbit widths. The distance from the medial margin of the right orbit to the medial axis is 42 mm. The posterolateral margin of the right orbit is preserved on the ventral side of the core, so that the width of the orbit can be measured to be 35 mm and the height to be 26 mm. The preserved internal side of the left cheek is shallowly concave when seen from above, indicating that the skull was narrow-snouted anteriorly but flared out substantially posteriorly from the level of the anterior parietal edge backwards. Possibly this could be an effect of preservation as a steinkern, because the jugal is normally more massive in the area of the posterior end of the ectopterygoid and the contact with the pterygoid, than anteriorly and posteriorly, so that the inner side of the jugal is concave in this region.

The frontals are extremely slender bones with highly elongate dermal sculpture. The anterior region is not present but the preserved region is three times as long as it is wide and they extend posteriorly one orbit length behind the level of the orbit. The postfrontals extend anteriorly, medial to the orbit and must have contributed to the exclusion of the frontals from the orbit margin. They are extremely elongate posterior to the level of the orbits and extend for three orbit lengths behind the orbits. The right postfrontal bears a pronounced rim where it forms the orbit margin, a fea-

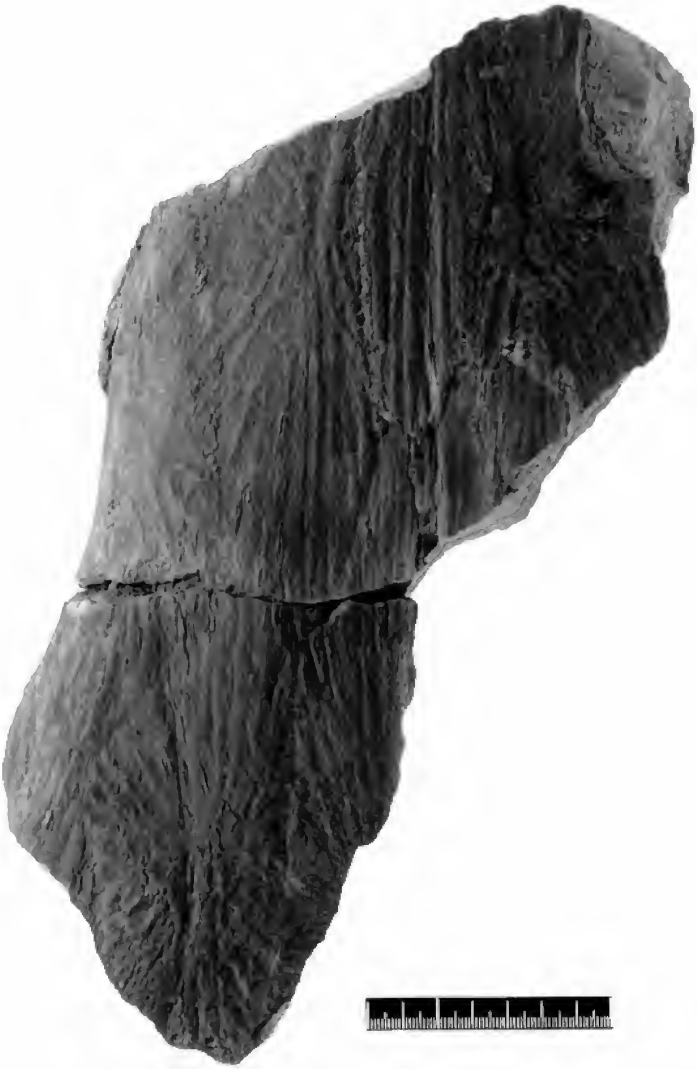


Fig. 1. SMNS 55910, the second trematosaurid specimen of the Schilfsandstein here assigned to *Hyperokynodon keuperinus*. The specimen is an internal mould of the skull roof and thus the outline of the skull originally was somewhat wider than the preservation suggests. Photograph of original in dorsal view.

ture which is characteristic of internal casts and shows the thickness of the dissolved bone. Cosgriff & Garbutt (1972) describe a similar everted rim at the orbit from the holotype of *Erythrobatrachus noonkanbahensis*, a matrix core from the preorbital skull. A specimen of *Stoschiosaurus nielseni* from Greenland, stored in the collection of the Geological Museum in Copenhagen, likewise a steinkern, shows at the right orbit a similar rim, while at the left orbit, where a piece of bone is preserved, the surface of the skull is flat. Only the anterior region of the parietals is preserved in SMNS 55910 but it is clear from the ornament pattern that the centres of ossification of the parietals were situated posteriorly and hence, that the pineal foramen was

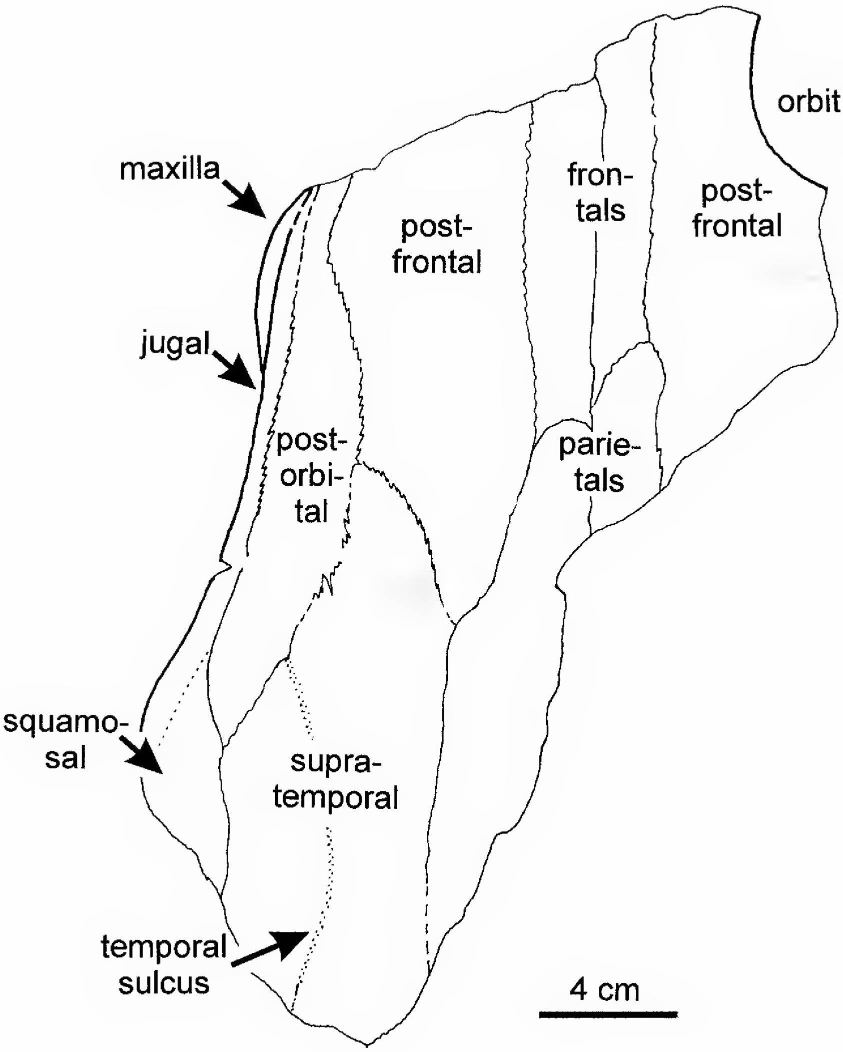

orbit
maxilla
fron-
tals
post-
frontal
post-
frontal
jugal
post-
orbi-
tal
parie-
tals
squamo-
sal
supra-
temporal
temporal
sulcus
4 cm

Fig. 2. SMNS 55910, same view and scale as Fig. 1. Interpretation of sutures and lateral line sulci.

also situated posteriorly within the parietals. On the left cheek, the mould of the posterior end of the maxilla is preserved and the sandstone below bears a row of moulds of small marginal teeth. Further back, part of the ectopterygoid is present as a mould and ventrally, the steinkern bears the casts of a few larger teeth. Medial to the maxilla is the left postorbital, which is about three times as long as it is wide. Behind this is a large and elongate supratemporal, about twice as long as wide. Finally on the left margin is a long slender jugal extending back to at least halfway down the length of the supratemporal. A small wedge of left squamosal is visible behind the common suture of the jugal and supratemporal.

Although much of the dermal bone is lost, the course of some lateral line sulci is clearly visible. The supraorbital sulcus extends around the posteromedial orbit margin on the left postfrontal and onto the left postorbital at the mid-point of their common suture. From the mid-postorbital, a temporal sulcus extends posteriorly, being exceptionally prominent as it passes across the supratemporal.

On the reverse aspect of the slab, only a few traces of the palate are visible but they are highly significant. The posterior region of the cultriform process appears as a very slender vertical strip of bone, a characteristic feature of trematosaurs sensu lato. At the posterior end of the preserved bone, the cultriform process shows sudden widening at the point where the basal plate should be. A small piece of the left ectopterygoid is preserved and shows where the posterior end of the bone expands medially at the point where it meets the palatine ramus of the pterygoid.

4. Taxonomic assignment of SMNS 55910

Although the specimen was identified as a metoposaur, this identity can be refuted readily. Comparison with material of *Metoposaurus diagnosticus* (MEYER 1842) reveals the following, most conspicuous differences. (1) The skull is very narrow, with nearly straight or concave lateral margins; (2) the proportions of the preserved roofing bones (frontal, postorbital, postfrontal, parietal, and supratemporal) differ from those of all non-trematosaurid Triassic temnospondyls in their extreme length and narrowness; (3) the cultriform process of the parasphenoid is keeled and thin, forming a vertical sheet of bone characteristic of trematosaurids and almasaurids instead of a wide, horizontal bone as in metoposaurids.

The find can be attributed to the Trematosauroidea sensu SCHOCH & MILNER (2000) (including the Metoposauridae) on the basis of the following, apomorphic characters:

1. Cultriform process forms vertical sheet.
2. Parietal much elongated anterior to pineal foramen.
3. Postfrontal and postorbital extremely elongated and posterolaterally orientated.

SMNS 55910 belongs to the Trematosauridae sensu stricto because of the following autapomorphies:

4. Postorbital skull table extremely elongated and narrow.
5. Postorbital very narrow, and not extended beyond the level of postfrontal.

More specific features of SMNS 55910 are:

6. Lateral margin of postorbital skull distinctly concave (Tertreminae and some Lonchorhynchinae)
7. Jugal very narrow and squamosal inferred to be narrow (Trematosaurinae, Tertreminae and some Lonchorhynchinae).
8. Frontals much narrower than parietals, postfrontals wide (Lonchorhynchinae and Tertreminae).
9. Frontals extend behind level of orbits by a full orbit length (large trematosaurids of all subfamilies).

Considered in isolation, SMNS 55910 can be recognised to be part of either a large tertremine or a large lonchorhynchine trematosaurid. Because the tertremine *Hyperokynodon* is known from the same locality, the simplest conclusion is that this specimen should be referred to *Hyperokynodon*, but the possibility that it is a fragment of a lonchorhynchine must be noted. Lower Triassic trematosaurid assemblages sometimes contain several taxa together (Spitzbergen, Madagascar, Panchet Formation) and it is possible that there are two relict trematosaurs together in the Heilbronn assemblage. Given that both specimens are of usually large size and that the morphology of SMNS 55910 is compatible with the Tertreminae, albeit with a rather narrow skull table, we feel that the simplest resolution is to assign this specimen to *Hyperokynodon keuperinus*. The formal synonymy and diagnosis is now as follows.

Hyperokynodon keuperinus Plieninger 1852

1848 "Kopftheile eines großen Reptils aus der Abtheilung der Saurier". – Kehrer, p. 7, pl. 2.
*1852 *Hyperokynodon keuperinus*. – Plieninger, p. 470.
1857 *Hyperotrema keuperianum*. – Jäger, p. 26.
1861 *Hyperokynodon*. – Meyer, p. 257.
1889 *Metopias diagnosticus*. – Fraas, p. 140.
1933 *Hyperokynodon*. – Kuhn, p. 77.
1935 *Hyperokynodon*. – Säve-Söderbergh, p. 22, 86.
1938 *Hyperokynodon keuperinum*. – Schmidt, p. 58, fig. 1070d.
1956 *Hyperokynodon*. – Huene, p. 97.
1964 *Metoposaurus diagnosticus* [partim]. – Shishkin, p. 117.
1966 *Hyperokynodon*. – Romer, p. 363.
1968 *Hyperokynodon keuperinum*. – Linck, p. 53.
1969 *Hyperokynodon*. – Romer, p. 82.
1971 *Hyperokynodon*. – Kuhn, p. 8, fig. 9a/2.
1985 *Hyperokynodon keuperinum*. – Warren & Black, p. 308.
1987 *Hyperokynodon keuperinus*. – Hellrung, p. 3, fig. 1–4, 6A, 10A
2000 *Hyperokynodon keuperinus*. – Schoch & Milner, p. 111.

Holotype: SMNS 16670. Impression of anterior tip of snout in palatal view, encompassing openings in the anterior palate for the accommodation of symphyseal tusks (aperturae praemaxillares), choanae, and the large tusks of the vomer and palatine.

Type locality: Wartberg near Heilbronn, Baden-Württemberg, Southwestern Germany.

Type horizon: Schilfsandstein, Mittlerer Keuper (km$_2$), Middle Carnian, Upper Triassic.

Diagnosis. – Snout tip wide, anterior palatal openings medially well separated; keeled, laterally compressed vomerine and palatinal fangs; choanae proportionately smaller and fangs somewhat larger than in *Tertrema*, which may be a scaling effect.

Extended diagnosis (based on SMNS 55910). – Lateral margin of postorbital skull strongly concave, squamosal and especially jugal very narrow.

Characters shared with *Tertrema*. – No parachoanal tooth row; palatal fangs sagittally elongated; fangs disproportionately large (Hellrung 1987).

5. Conclusions

SMNS 55910 clearly belongs to a very large representative of the Trematosauridae. The posterior skull table of the present specimen is extraordinarily slender, approximating to the morphology of the highly derived lonchorhynchine *Cosgriffius campi* (Welles 1993). The co-occurrence of a tertremine snout fragment belonging to a very slender-headed trematosaurid of similar size is unlikely to be a coincidence. The most plausible assumption is that both specimens belong to the same taxon, *Hyperokynodon keuperinus* Plieninger 1852.

Even cautious extrapolation of its dimensions suggests that the animal represented by SMNS 55910 exceeded the size of *Trematosuchus sobeyi*, formerly held as the largest trematosaurid species. The skull roof of *Hyperokynodon* reached at least 80 cm. Judging from recently discovered complete skeletons of trematosaurids in the Lower Keuper, the calculated skull length would indicate a total body length of 2.8 to 3.2 m.

The second specimen of *Hyperokynodon* does not provide substantial information on the relationships of the genus, because the morphology of the preserved region is largely unique. However, the autapomorphic state of the posterior skull table demonstrates that *Hyperokynodon* had a considerably more derived morphology than *Tertrema*. The differences in the snout, such as the smaller choanae, more laterally positioned palatal openings, and proportionately larger fangs, may be attributed to the much larger size of *Hyperokynodon* rather than to phylogenetically significant differences.

The last appearance of a slender-skulled trematosaurid in the Carnian record of Europe corresponds to the appearance and diversification of the crocodile-like Parasuchia (phytosaurs). It appears that the niche for an amphibious slender-snouted piscivore was filled sequentially by temnospondyls and parasuchians, and that the latter replaced the former during the Carnian. As mentioned above, many of the trematosaurids from Greenland, Spitsbergen, Europe, Madagascar and Australia are preserved as casts in sandstones. This could mean that they lived in flowing water and this would correlate with the postulated ecology of the different fossiliferous layers: trematosaurians lived in rivers and were often swept in deltaic or marine deposits.

Acknowledgments

We thank Dr. R. WILD for access to the specimens under his care, Mrs. R. HARLING for taking the photograph of SMNS 55910 and Dr. M. WARTH for research on Dr. A. BRUCKMANN. A. MILNER thanks the University of London Central Research Fund for supporting the research visit in which he recognised the specimen described here.

6. References

BURMEISTER, H. (1849): Die Labyrinthodonten aus dem Bunten Sandstein von Bernburg. Zoologisch geschildert. Erste Abhandlung. *Trematosaurus*. 71 pp.; Berlin (Reimer).

COSGRIFF, J. W. & GARBUTT, N. K. (1972): *Erythrobatrachus noonkanbahensis*, a Trematosaurid species from the Blina Shale. – J. Roy. Soc. Western Australia **55**: 5–18; Perth.

FRAAS, E. (1889): Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. – Palaeontogr., **36**: 1–158; Stuttgart.

HAMMER, W. R. (1987). Paleoecology and phylogeny of the Trematosauridae.– *In*: MCKENZIE, G. D. (ed.), Gondwana Six: Stratigraphy, Sedimentology and Paleontology. – Geophys. Monogr. Amer. Geophys. Union, **41**: 73–83; Washington, DC.

HAUGHTON, S. H. (1915): On a new species of *Trematosaurus* (*T. sobeyi*). – Ann. S. Afr. Mus., **12**: 47–51; Cape Town.

HELLRUNG, H. (1987): Revision von *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER (Amphibia: Temnospondyli) aus dem Schilfsandstein von Heilbronn (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., **136**: 1–28; Stuttgart.

HUENE, F.V. (1920): *Gonioglyptus*, ein alttriassischer Stegocephale aus Indien. – Acta Zool., **1**: 433–464; Stockholm.

– (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. 716 pp.; Jena (Gustav Fischer).

JAEGER, G. F. (1857): [short notice over a talk] – Tageblatt der 33. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Bonn im Jahre 1857, Nr. 4, p. 26; and: Amtlicher Bericht, p. 99.

KEHRER, A. (1848): Die geognostischen Verhältnisse der nächsten Umgebung von Heilbronn.- Einladungsschrift zu der Feier des Geburtsfestes SEINER MAJESTÄT DES KÖNIGS WILHELM VON WÜRTTEMBERG. 10 pp.; Heilbronn (Schell'sche Buchhandlung).
KUHN, O. (1933): Labyrinthodontia. – Fossilium Catalogus, I. Animalia, Pars **61**, 114 pp.; Berlin (Junk).
LINCK, O. (1968): Fossilinhalt des Schilfsandsteins. – *In*: Erläuterungen zur Geologischen Karte von Baden-Württemberg, GK 25, Bl. 6821, Heilbronn, pp. 50–53; Freiburg.
MAYER, G. (1973): August Eduard Bruckmann (1810–1884), ein schwäbischer Architekt, Ingenieur und Geologe. – Jh. Ges. Naturkde. Württ., **128**: 77–82; Stuttgart.
MEYER, H. v. (1842): [Letter on Mesozoic amphibians and reptiles] – N. Jb. Min. Geol. Paläont. **1842**: 301–304; Stuttgart.
MILNER, A. R. (1993): Chapter 38. Amphibian-grade Tetrapoda. – *In*: BENTON, M.J. (ed.). The Fossil Record 2: 663–677; London (Palaeontological Association / Chapman and Hall).
– (1994): Late Triassic and Jurassic amphibians: fossil record and phylogeny. – *In*: FRASER, N. C. & SUES, H.-D. (eds.): In the Shadow of the Dinosaurs, Early Mesozoic Tetrapods, pp. 5–22; Cambridge/Mass. (Cambridge University Press).
PLIENINGER, T. (1852): *Belodon Plieningeri* H. v. MEYER. Ein Saurier der Keuperformation. – Jh. Ver. Vaterl. Naturkde Württ., **8**: 389–524; Stuttgart.
ROMER, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology; 3rd edn. 468 pp.; Chicago (Chicago Univ. Press).
– (1968): Notes and comments on Vertebrate Paleontology. 304 pp.; Chicago (Chicago Univ. Press).
SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1935): On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland. – Medd. Grønland, **98/3**: 1–211; Copenhagen.
SCHMIDT, M. (1938): Die Lebewelt unserer Trias, Nachtrag. 144 pp.; Öhringen (Rau).
SCHOCH, R. R. & MILNER, A. R. (2000): Stereospondyli. – *In*: WELLNHOFER, P. (ed.): Handbuch der Paläoherpetologie, Band 3B. 203 pp; München (Pfeil).
SHISHKIN, M. A. (1964): Podotryad Stereospondyli. – *In*: ORLOV, Y.A. (ed.): Osnovy Paleontologij, pp. 83–122; Moscow (Nauka).
WARREN, A. A. & BLACK, T. (1985): A new rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) from the Early Triassic Arcadia Formation of Queensland, Australia, and the relationships of Triassic temnospondyls. – J. Vert. Paleont., **5**: 303–327; Norman/Oklah.
WELLES, S. P. (1993): A review of the lonchorhynchine trematosaurs (Labyrinthodontia), and a description of a new genus and species from the Lower Moenkopi Formation of Arizona.– PaleoBios, **14**: 1–24; Berkeley/Calif.

Addresses of the authors:

Dr. R. Schoch, Humboldt-Universität Berlin, Museum für Naturkunde und Institut für Paläontologie, Invalidenstr. 43, D-10115, Germany.
E-mail: Rainer.Schoch@MUSEUM.HU-Berlin.de

Prof. Dr. A. R. Milner, School of Biological and Chemical Sciences, Birkbeck College, Malet Street, London WC1E 7HX, UK.
E-mail: a.milner@bbk.ac.uk

Dipl.-Geol. H. Hellrung, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: hellrung.smns@naturkundemuseum-bw.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 322	11 pp., 10 figs.	Stuttgart, 31. 5. 2002

First fossil record of the mayfly family Baetiscidae from Baltic amber (Insecta: Ephemeroptera)

By Arnold H. Staniczek, Tübingen and Günter Bechly, Stuttgart

With 10 Figures

Abstract

A new genus and species of mayflies (Insecta: Ephemeroptera) from Baltic amber is described: *Balticobaetisca velteni* n. g. n. sp. is the first fossil record of Baetiscidae and the first Old World record for this family. The biogeographical and phylogenetic implications of this discovery and the phylogenetic position of Baetiscidae are discussed.

Zusammenfassung

Eine neue Eintagsfliegengattung und -art (Insecta: Ephemeroptera) aus dem Baltischen Bernstein wird beschrieben: *Balticobaetisca velteni* n. g. n. sp. ist der erste Fossilnachweis sowie der erste altweltliche Nachweis für die Baetiscidae. Die phylogenetischen und biogeographischen Implikationen dieses Neufundes sowie die phylogenetischen Beziehungen der Baetiscidae werden diskutiert.

1. Introduction

The Baetiscidae, also known as "armored mayflies", is a small mayfly family in which currently ten valid extant species are recognized (Pescador & Berner 1981). Their Recent distribution is restricted to North America (Berner & Pescador 1980), and until now this family has not been present in the fossil record at all (Keilbach 1982, Hubbard 1987, Carpenter 1992, Spahr 1992). In this paper the first fossil record for the Baetiscidae is described which is also the first Old World record for this family. The biogeographical implications of this finding are discussed. The Baetiscidae are classified together with the Prosopistomatidae as Prosopistomatoidea (Edmunds & Traver 1954a). While previous authors included the Prosopistomatoidea as a taxon within the pannote mayflies (McCafferty & Edmunds 1979), the Prosopistomatoidea have been recently regarded as the sistergroup of all other mayflies (Kluge et al. 1995, McCafferty & Wang 2000). The arguments for these two contradicting hypotheses are herein discussed as well.

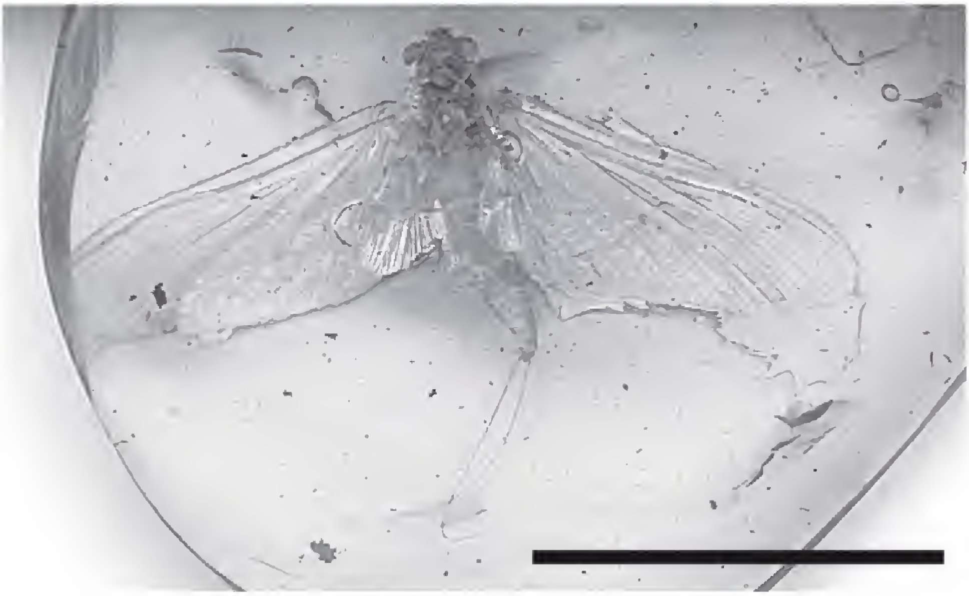


Fig. 1. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, habitus in ventral view, photo. Scale 10 mm.

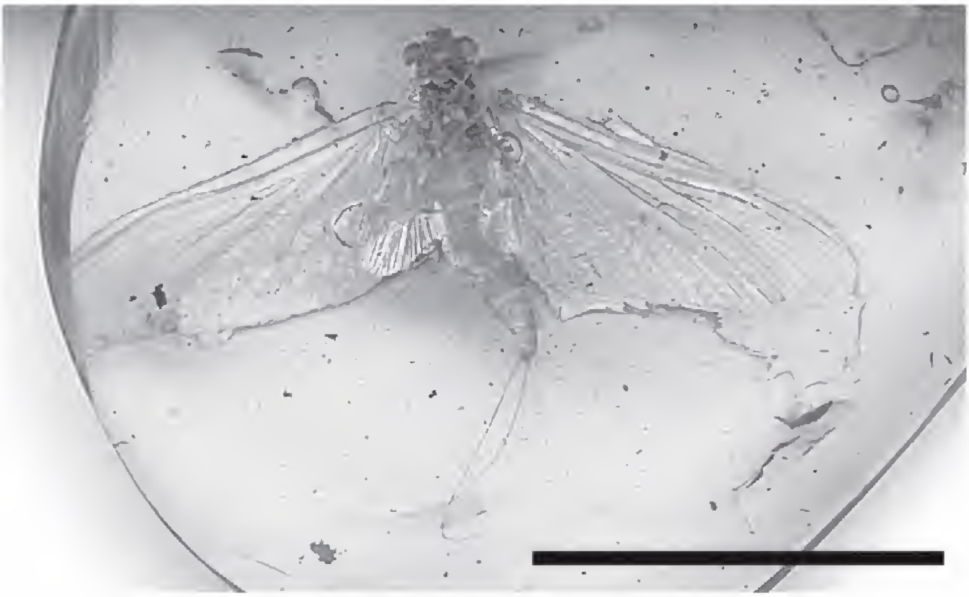


Fig. 2. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, body in dorsal view (arrow marks stellate hair), photo. Without scale.

Methods

All drawings were made with a camera lucida on a Wild M5 binocular microscope, and the photos have been made with a Nikon Coolpix 995 digital camera on the same microscope with photo adapter, except for Figure 2 which was made with a Canon T70 SLR camera and photo tubus. Figure 1 was made with a Agfa SnapScan flatbed scanner by directly scanning the piece of amber. Figure 8 was processed in Adobe Photoshop 5.0 to combine two original photos with different depths of field. The anatomical terminology is based on Edmunds & Traver (1954b) and Kluge (1994).

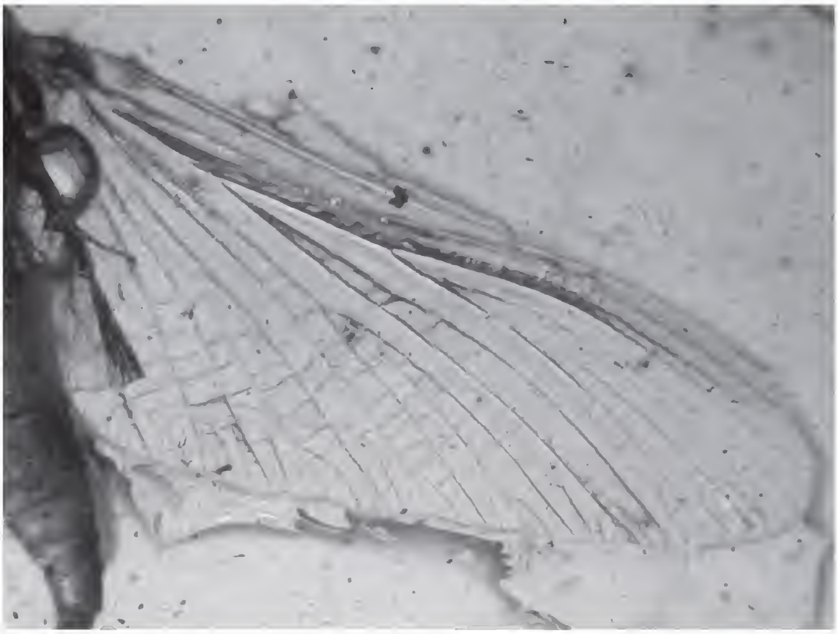


Fig. 3. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, left forewing from ventral side, photo. Without scale.

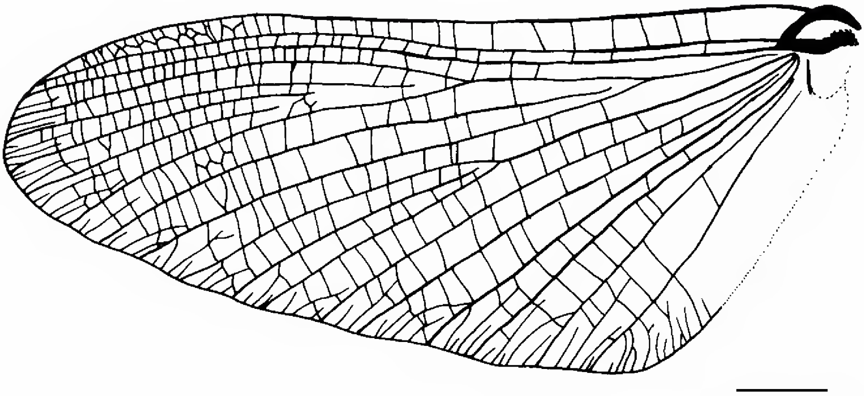


Fig. 4. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, left forewing. Scale 1 mm.

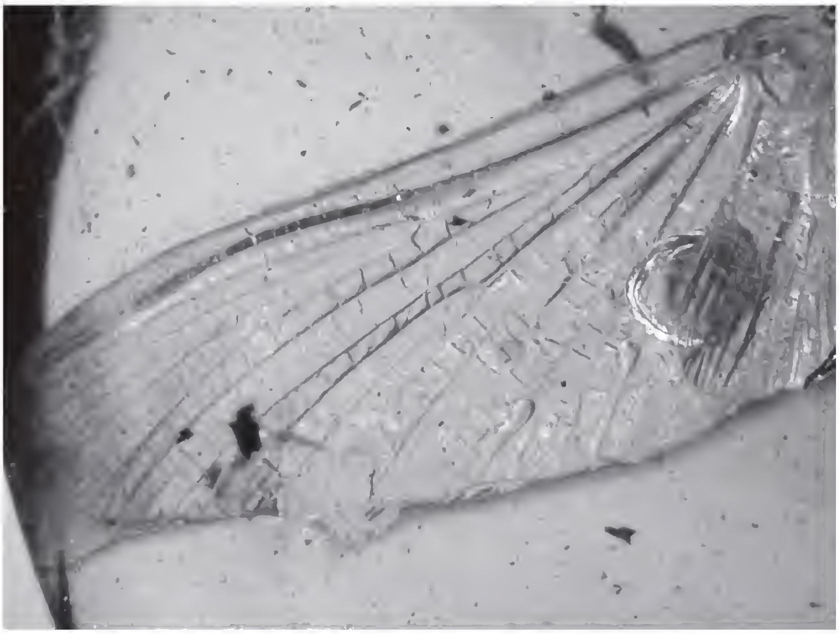


Fig. 5. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, right forewing from ventral side, photo. Without scale.

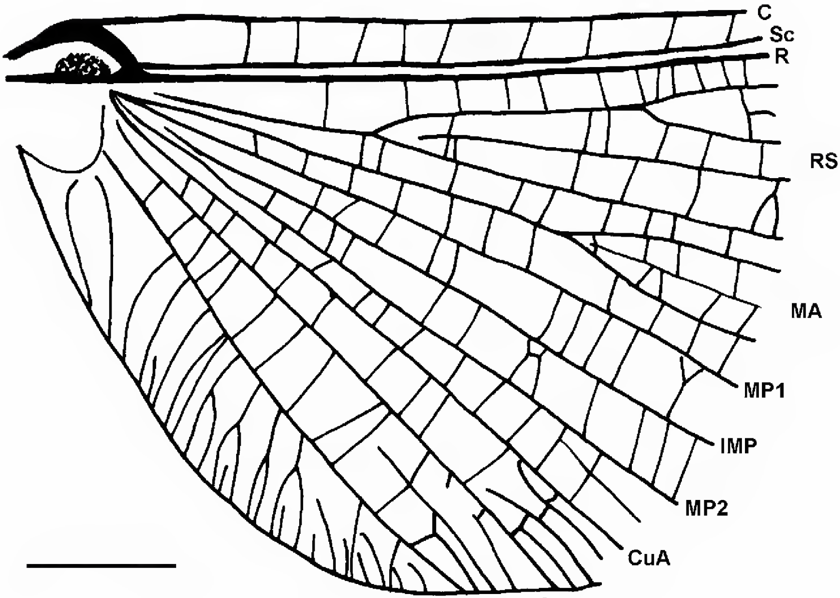

C
Sc
R
RS
MA
MP1
IMP
MP2
CuA
wing tornus
A1
CuP

Fig. 6. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, right forewing base. Scale 1 mm.

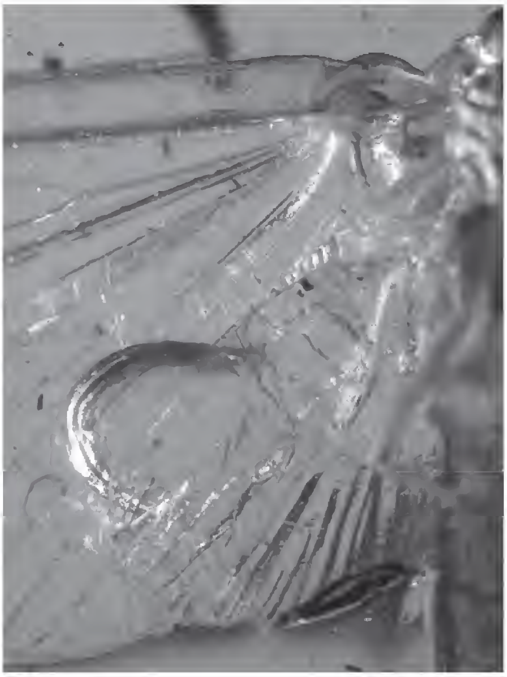


Fig. 7. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, hind wing, photo. Without scale.

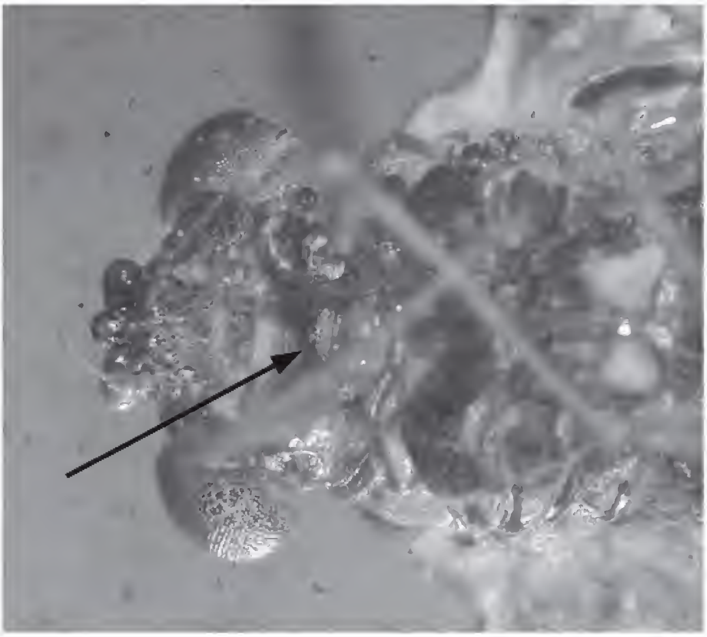


Fig. 8. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, head and thorax from ventral side (arrow marks the prosternal bispinate projection), photo. Without scale.

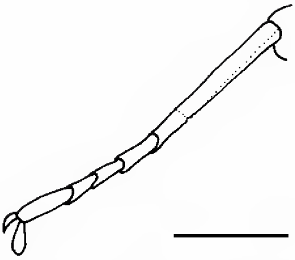


Fig. 9. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, left mesotarsus. Scale 0.5 mm.

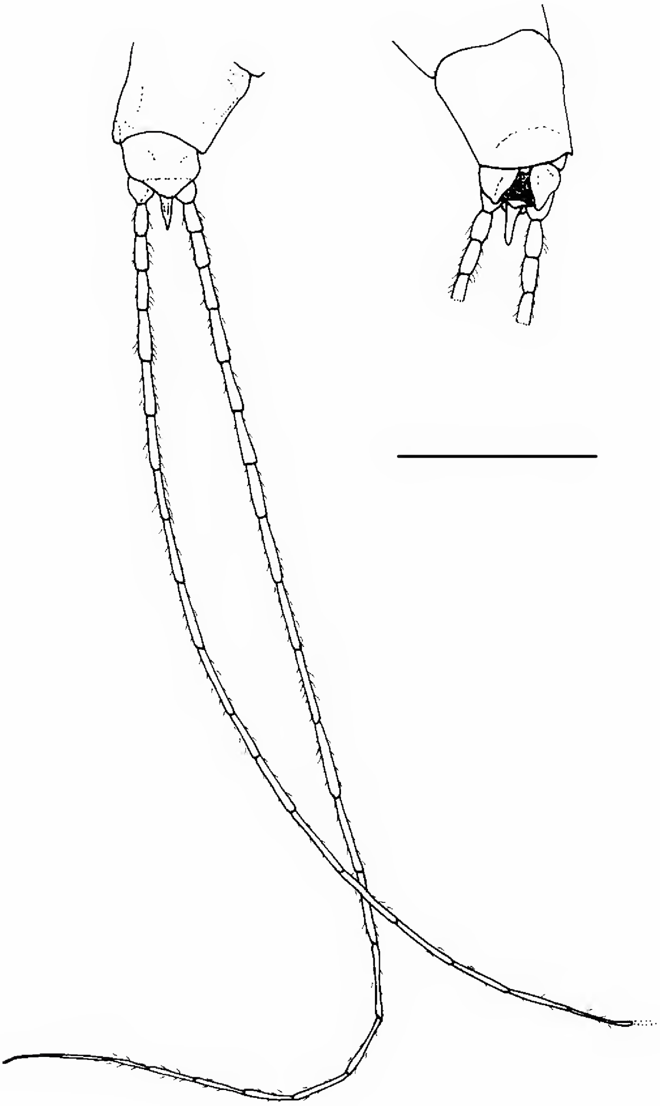


Fig. 10. *Balticobaetisca velteni* n. sp., female holotype SMNS BB-2376, apical abdomen and anal appendages (left in dorsal, right in ventral view). Scale 1 mm.

2. Systematic Palaeontology

Class Insecta LINNAEUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Ephemeroptera HYATT & ARMS, 1890
Family Baetiscidae EDMUNDS & TRAVER, 1954

Genus *Balticobaetisca* n. g.

Type species: *Balticobaetisca velteni* n. sp.

Derivation of name: Named after the type locality, the Baltic region, and the extant genus *Baetisca*.

Diagnosis. – This new fossil genus is distinguished from *Baetisca* by the following combination of characters: The lack of an apical cleft in sternum IX of the female imago; the lack of a middorsal transverse elevation in tergum VI. It is distinguished from the subgenus *Fascioculus* by eyes without vertical bands and additionally from some species of the subgenus *Baetisca* s.str. by hyaline wings. Last but not least, the fact that this fossil specimen is about 45 million years old, and lived in a geographical region that has undergone dramatic climatic changes since then, excludes any reasonable possibility that this fossil specimen might be conspecific with any other described species of *Baetisca*.

Balticobaetisca velteni n. sp.

Figs. 1–10

Holotype: Female specimen no. SMNS BB-2376 in the amber collection of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany (ex coll. VELTEN).

Type locality: Baltic.

Type horizon: Eocene (40–50 mybp), Baltic amber (Succinite). This specimen has been purchased by Mr JÜRGEN VELTEN (Idstein, Germany) from a Polish trader. Its Baltic origin is confirmed by the colour and general appearance of the stone and the presence of at least one stellate hair of an oak tree (Fig. 2, arrow) which is generally regarded as a main characteristic of Baltic amber (WEITSCHAT & WICHARD 1998). Furthermore, the presence of so-called "Verlumung" (white cloudy substance) on the thorax and abdomen (Fig. 2) is a typical phenomenon of Baltic amber. Such "Verlumung" is almost unknown from Dominican amber. This clearly excludes a potential Dominican origin that might otherwise be suspected due to the exclusively Nearctic distribution of the extant representatives of Baetiscidae.

Derivation of name: Named after Mr JÜRGEN VELTEN (Idstein, Germany) who kindly donated the holotype to the amber collection of SMNS.

Diagnosis. – That of genus *Balticobaetisca* n. g., since monotypic.

Description. – A completely preserved female imago in Baltic amber (Fig. 1). Body length 8.5 mm.

Head. – Frons with three prominent ocelli (Fig. 8). Eyes small, separated on meson of head by a distance twice the width of an eye.

Thorax. – Reduced prothorax. Prosternum medially with bispinate projection between forecoxae (Fig. 8, arrow). Mesoscutellum elongated. Mesosternum with medially approximated furcasternal protuberances (furcasternum contiguous without median impression).

Legs. – All claws dissimilar with one hooked and one blunt claw (Fig. 9). Tarsi each with five tarsomeres. Basitarsus merged with tibia. Meso- and metatibia with traces of a tibiopatellar suture. Length of fore leg 3.25 mm, middle leg 3.25 mm, hind leg 3 mm.

Wings. – Forewing (Figs 3–6): Length 10 mm, maximum width 4 mm. Forewing entirely hyaline, rear margin slightly scalloped. Venation in "posteritornous" condition: CuP terminates anterior of wing tornus, A1 ends apically at the outer wing margin rather than at the anal margin. RS and MA without common stem, but basally approached. MA, MP1, MP2, and CuA with common point of origin (Fig. 6). CuA and CuP basally approached, but unfused.

Hind wing (Fig. 7): Length 3.5 mm, maximum width 2.5 mm, rounded, almost circular appearance, with prominent blunt costal projection near its base and numerous long intercalaries. MA without furcation.

Abdomen (Figs 2 and 10). – Robust but more elongate than in all extant Baetiscidae; tapered distally, but less so than in all extant species of Baetiscidae. Nine abdominal segments visible, segment I probably fused with metathorax and thus only tergites II-X and respectively sternites II-IX visible. Segments II-V short, of subequal length, segment VI and VII enlarged, with segment VI being the longest segment. Tergum VI without middorsal transverse elevation (Fig. 2), sternum IX without apical cleft (Fig. 10). Length of cerci 80 mm each. Paracercus very short (length 0.15 mm) and unsegmented (Fig. 10).

3. Phylogenetic considerations

Even though most synapomorphies of Prosopistomatoidea are larval characters, this fossil imago can be clearly identified as belonging to this superfamily because of the enlargement of the VIth abdominal segment and the characteristic posteritornous venation of the forewing. Furthermore, the prosternal bifid projection as well as the most characteristically rounded shape of the hind wings can be regarded as autapomorphic characters of the Baetiscidae. The entire wing venation, the dissimilar meso- and metatarsal claws, the reduced paracercus and the general habitus of the specimen leave no reasonable doubt that it belongs to the Baetiscidae. On the other hand, *Balticobaetisca velteni* n. sp. lacks some apomorphic characters that are otherwise shared by all of the extant species of *Baetisca*, namely the apical cleft in sternum IX of the female imago and the lack of a middorsal transverse elevation in tergum VI, as well as the short and chunky abdomen more tapered distally. This clearly indicates that *Balticobaetisca velteni* n. sp. is a stemgroup representative of the extant crowngroup *Baetisca*. This has been accommodated by placing *B. velteni* n. sp. into the new genus *Balticobaetisca*.

The phylogenetic relationships of the family Baetiscidae have been subject to many different hypotheses by previous authors: While VAYSSIÈRE (1934) and GILLIES (1954) soon assumed a sistergroup relationship between Baetiscidae and Prosopistomatidae on behalf of the nymphal similarities, DEMOULIN (1969) favoured a closer relationship between the Baetiscidae and Oniscigastridae. DEMOULIN supported his hypothesis mainly by the similar gill structure of these two taxa. Other shared similarities are mainly symplesiomorphies, i.e the complete wing vein triads. LANDA (1973) and LANDA & SOLDAN (1985) argued for a closer relationship between Baetiscidae and Neoephemeridae (as the sistergroup of Caenidae + Prosopistomatidae), mainly based on common fused trunks of the Malpighian tubules in both groups. EDMUNDS et al. (1976) and MCCAFFERTY & EDMUNDS (1979) proposed a sistergroup relationship between Baetiscidae and Prosopistomatidae. Kluge et al. (1995), Kluge (1998, 2000), and McCafferty & Wang (2000) concurred with this latter hypothesis. Indeed, the few arguments for alternative views are outweighted by the numerous striking synapomorphic characters that have been proposed for this sistergroup relationship: The notal shield with incorporated wing buds of the larva, the specific gill structure, and the fusion of all thoracic and abdominal ganglia to a thoracic synganglion.

However, there have been drastic changes in placing the Prosopistomatoidea within the Ephemeroptera: McCafferty & Edmunds (1979) proposed a sistergroup relationship between the Propistomatoidea and Caenoidea (Caenidae + Neoephemeridae) within the pannote mayflies (Ephemeroptera: Pannota). Based on internal anatomy, a closer relationship of these four families has also been suggested by Landa & Soldan (1985). Potential synapomorphies for this monophylum could be the arrangement of the Malpighian tubules and the development of the second [sic!] pair of gills as opercula to cover the succeeding gills. The notal shield of Prosopistomatoidea has been consequently interpreted as a derived condition of the pannote medial fusion of the wing pads.

However, Kluge et al. (1995) and Kluge (1998, 2000) excluded the Prosopistomatoidea from the Pannota and proposed a sistergroup relationship of Prosopistomatoidea (named by him Posteritorna) with the remaining mayflies (Anteritorna). McCafferty & Wang (2000) followed this argumentation. There are only two potential synapomorphies for a monophylum Anteritorna that are mentioned by these authors, namely the anteritornous condition of the forewing and the number of dentisetae in the larval maxilla. However, the polarity of the latter character is unclear, because a detailed outgroup comparison to determine the groundplan condition in Ephemeroptera has not yet been undertaken. Concerning the wing tornus character, McCafferty & Wang (2000) maintained that the posteritornous state should be plesiomorphic, although no arguments were presented. On the other hand, Kluge (1998, 2000) argued that both anteritornous and posteritornous condition are alternative apomorphic traits of the respective groups which evolved from a wing without tornus such as in the Permian stemgroup mayfly family Protereismatidae. Compared to these weak evidences, the putative synapomorphies for Pannota (incl. Prosopistomatoidea) seem to be more convincing and imply that the anteritornous wing condition may represent a symplesiomorphic character of Ephemeroptera.

Independently from the morphological evidence, the following argumentation casts doubt on the alleged antiquity of the clade Prosopistomatoidea that would be implied by the hypothesis of Kluge (1998, 2000): Because Prosopistomatidae are not yet known from the fossil record, this discovery of an Early Tertiary representative of their sistergroup Baetiscidae provides for the first time a "terminus post quem non" for the age of origin of both families. The circumstance that the new fossil genus from Baltic amber belongs to the stemgroup rather than the crowngroup of a recent family is quite extraordinary for fossil insects in Baltic amber. This suggests that the extant genus *Baetisca* might be of relatively young origin.

4. Biogeographical considerations

As mentioned above, all extant species of the Baetiscidae are distributed exclusively in North America. However, their sistergroup Prosopistomatidae is present in the Holarctic, Ethiopian, Oriental, and Australian region, but completely absent from America. Consequently, the present discovery of a stemgroup Baetiscidae from the Old World could be interpreted as evidence for the origin of this family outside of the Nearctic realm.

5. Acknowledgements

We are most grateful to Mr J. Velten (Idstein) who first loaned his amber mayflies to us, and later kindly donated the holotype of *Balticobaetisca velteni* n. sp. to the amber collection of SMNS. We also thank Dr M. L. Pescador and Mrs J. G. Peters, both at the Laboratory of Aquatic Entomology, Florida A&M University, Tallahassee, Florida, for their kind donation of larval and adult specimens of *Baetisca rogersi*. Finally, our thanks are due to Mr. T. Hitchings (Canterbury Museum, Christchurch, New Zealand) and Dr G. Bloos (SMNS, Stuttgart) for careful proof-reading of this manuscript.

6. References

Berner, L. & Pescador, M. L. (1980): The Mayfly Family Baetiscidae (Ephemeroptera). Part 1. – *In*: Flannagan, J. F. & Marshall, K. E. (eds): Advances in Ephemeroptera Biology. Proceedings of the 3rd International Conference on Ephemeroptera, Winnipeg, Man., 1979, pp. 511–524; New York (Plenum Press).

Carpenter, F. M. (1992): Superclass Hexapoda. – *In*: Moore, R. C. & Kaesler, R. L. (eds): Treatise on Invertebrate Paleontology. (R), Arthropoda 4, **3**: xxi + 277 pp.; Boulder & Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas).

Demoulin, G. (1969): Remarques critiques sur la position systematique des Baetiscidae et des Prosopistomatidae (Ephemeroptera). – Bull. Inst. R. Sci. nat. Belg. **45**/17: 1–8; Brussels.

Edmunds, G. F., Jensen, S. L. & Berner, L. (1976): The mayflies of North and Central America. 330 pp.; Minneapolis (University of Minnesota Press).

Edmunds, G. F. & Traver, J. R. (1954): An Outline of a Reclassification of the Ephemeroptera. - Proc. entomol. Soc. Wash., **56**: 236–240; Washington, D.C. – [1954a]

– & – (1954): Entomology – The Flight Mechanics and Evolution of the Wings of Ephemeroptera, with Notes on the Archetype Insect Wing. – J. Wash. Acad. Sci., **44**: 390–400; Washington, D.C. – [1954b]

Gillies, M. T. (1954): The Adult Stages of *Prosopistoma* Latreille (Ephemeroptera), With Descriptions of Two New Species From Africa. - Trans. R. entomol. Soc., **105**: 355–372; London.

Hubbard, M. D. (1987): Ephemeroptera. Fossilium Catalogus; pars 129. I: Animalia. 99 pp.; Amsterdam (Kugler Publications).

Keilbach, R. (1982): Bibliographie und Liste der Arten tierischer Einschlüsse in fossilen Harzen sowie ihrer Aufbewahrungsorte. – Deutsche entomologische Zeitschrift, N.F., **29**/1–3: 129–286; **29**/4–5: 301–391; Berlin.

Kluge, N. Ju. (1994): Pterothorax Structure of Mayflies (Ephemeroptera) and Its Use In Systematics. – Bull. Soc. entomol. France, **99** / 1:41–61; Paris.

– (1998): Draft Revision of supraspecies taxa of Ephemeroptera (without Atalophlebiinae). http://www.famu.edu/acad/research/mayfly/kluge/index.html.

– (2000): Modern systematics of insects. Part I. Principles of systematics of living organisms and general system of insects with classification of primarily wingless and palaeopterous insects. 336 pp.; St. Petersburg (Lan). – [In Russian]

Kluge, N. Ju., Studemann, D., Landolt, P. & Gonser, T. (1995): A reclassification of Siphlonuroidea (Ephemeroptera). – Mitt. Schweiz. entomol. Ges., **68**: 103–132; Lausanne.

Landa, V. (1973): A Contribution to the Evolution of the Order Ephemeroptera based on Comparative Anatomy. – *In*: Peters, W. L. & Peters, J. G. (eds): Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera, Tallahassee, Fla., 1970. Pp. 155–159; Leiden (Brill).

Landa, V. & Soldán, T. (1985): Phylogeny and higher classification of the order Ephemeroptera: a discussion from the comparative anatomical point of view. 121 pp.; Prague (Ceskoslovenská Akademie Ved.).

McCafferty, W. P. & Edmunds, G. F. (1979): The higher classification of the Ephemeroptera and its evolutionary basis. – Ann. entomol. Soc. Amer., **72/1**: 5–12; Lanham, MD.

McCafferty, W. P. & Wang, T. Q. (2000): Phylogenetic systematics of the major lineages of pannote mayflies (Ephemeroptera: Pannota). – Trans. Amer. entomol. Soc., **126**: 9–101; Philadelphia, PA.

Pescador, M. L. & Berner, L. (1981): The Mayfly Family Baetiscidae (Ephemeroptera). Part II Biosystematics of the Genus Baetisca. – Trans. Amer. entomol. Soc., **107**: 163–228; Philadelphia, PA.

Spahr, U. (1992): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Klasse Insecta. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **182**: 102 pp.; Stuttgart.

Vayssière, A. (1934): Etude anatomique des larves nymphales des *Baetisca obesa* et *carolina*. – Ann. Sci. nat., Sér.10, **17**: 381–406; Paris.

Weitschat, W. & Wichard, W. (1998): Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. 256 pp.; München (Pfeil).

Authors' addresses:

Dr A. H. Staniczek, Eberhard-Karls-Universität Tübingen, Zoologische Schausammlung, Sigwartstr. 3, D-72076 Tübingen, Germany.
E-mail: arnold.staniczek@uni-tuebingen.de

Dr G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly.smns@naturkundemuseum-bw.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 323	11 S., 5 Abb.	Stuttgart, 31. 7. 2002

Zwei neue Garnelen (Decapoda: Dendrobranchiata, Eukyphida) aus oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands

Two new shrimps (Decapoda: Dendrobranchiata, Eukyphida) from Upper Jurassic Lithographic Limestones of S Germany

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 5 Abbildungen

Abstract

Two new species of small shrimps are described from Upper Jurassic Lithographic Limestones of southern Germany. From the Upper Kimmeridgian Nusplingen Lithographic Limestone, a new species of the penaeid genus *Dusa* Münster, *D. araneae* n. sp., is described. In contrast to all previously described species of *Dusa*, it exhibits extraordinarily prolonged first pereiopods. Another superficially similar new form is represented by *Schmelingia wulfi* n. g. n. sp. which occurs utmost rarely in the Lower Tithonian Solnhofen Lithographic Limestone of Eichstätt. It is also characterized by a very special differentiation of the first pereiopod, but it is closely related to the eukyphid genus *Hefriga* Münster.

Zusammenfassung

Aus oberjurassischen Plattenkalkvorkommen Süddeutschlands werden zwei neue Arten kleinwüchsiger Garnelen beschrieben. Im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium) konnte eine neue Art der Gattung *Dusa* Münster, *D. araneae* n. sp., nachgewiesen werden. Sie zeichnet sich gegenüber den bisher beschriebenen Arten der Gattung *Dusa* durch extrem verlängerte erste Pereiopoden aus. Eine bei flüchtiger Betrachtung ähnliche, aber neue Form ist die extrem seltene *Schmelingia wulfi* n. g. n. sp. aus dem Plattenkalk vom Blumenberg bei Eichstätt (Unter-Tithonium). Sie besitzt ebenfalls stark differenzierte und verlängerte erste Pereiopoden, schließt sich systematisch aber eng an die zu den Eukyphida gehörende Gattung *Hefriga* Münster an.

1. Einleitung

Seit der umfassenden Bearbeitung von Decapoden aus den oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands durch Oppel (1862) wurden von dort bis heute nur noch wenige weitere Taxa beschrieben. Erst die Zusammenstellung des in öffentlichen und privaten Sammlungen weit verstreuten Materials aus den Solnhofener Plattenkalken durch FRICKHINGER (1994, 1999) und neue Grabungsaktivitäten in verschiedenen fränkischen Vorkommen (v.a. Brunn, Schamhaupten) führte einerseits zur Kenntnis von besser erhaltenen Stücken von zuvor nur unvollständig bekannten Arten, andererseits zur Entdeckung neuer, noch unbeschriebener Formen. So konnten unter den Reptantia neue Arten der Gattungen *Glyphea*, *Etallonia*, *Eryma* und *Palaeastacus* beschrieben werden (POLZ 1999, 2000; SCHWEIGERT et al. 2000; SCHWEIGERT & RÖPER 2001).

Weiteres neues Decapoden-Material liefern auch die laufenden Grabungen des Stuttgarter Naturkundemuseums im Nusplinger Plattenkalk der westlichen Schwäbischen Alb. Die dortige Krebsfauna wurde von SCHWEIGERT et al. (2000) vorläufig aufgelistet. Eine weiter aktualisierte Liste ist in DIETL & SCHWEIGERT (2001) enthalten; dort finden sich auch detaillierte Angaben zur Geologie, Forschungsgeschichte und allgemeinen Fossilführung dieser Fossillagerstätte. Neben dem jüngst von dort beschriebenen Penaeiden *Antrimpos undenarius* SCHWEIGERT (2001) stammen aus dem Nusplinger Plattenkalk die Typen einiger Arten, die erstmals oder ausschließlich von dort bekannt wurden, wie *Coleia longipes* (O. FRAAS), *Pustulina suevica* QUENSTEDT, *Erymastacus major* (OPPEL), *Eryma punctatum* OPPEL und *Eryma westphali* SCHWEIGERT, DIETL & RÖPER.

In der vorliegenden Arbeit werden zwei neue Arten der Natantia beschrieben, von denen eine sogar die Errichtung einer neuen Gattung erfordert.

Abkürzungen im Text:

JME	Jura-Museum Eichstätt
MNB	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
v. o.	von oben

Dank

Besonderer Dank gebührt Herrn M. WULF (Rödelsee) für die Überlassung eines wichtigen Stücks zur Bearbeitung. Das Studium von Vergleichs- und Typenmaterial ermöglichten freundlicherweise die Herren Dr. T. BECKER (Berlin) und Dr. G. SCHAIRER (München). Herrn K. A. FRICKHINGER (Emmering) danke ich für die freundliche Ermunterung zu dieser Studie. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für ihre Unterstützung der Grabungen im Nusplinger Plattenkalk und deren Auswertung (Projekt DI 680–1).

2. Systematik

Ordnung Decapoda LATREILLE, 1803
Unterordnung Dendrobranchiata BATE, 1888
Überfamilie Penaeoidea, RAFINESQUE, 1815
Familie Penaeidae RAFINESQUE, 1815

Gattung *Dusa* MÜNSTER, 1839
(Syn.: *Palaeodusa* PINNA, 1974)

Typusart: *Dusa monocera* MÜNSTER.

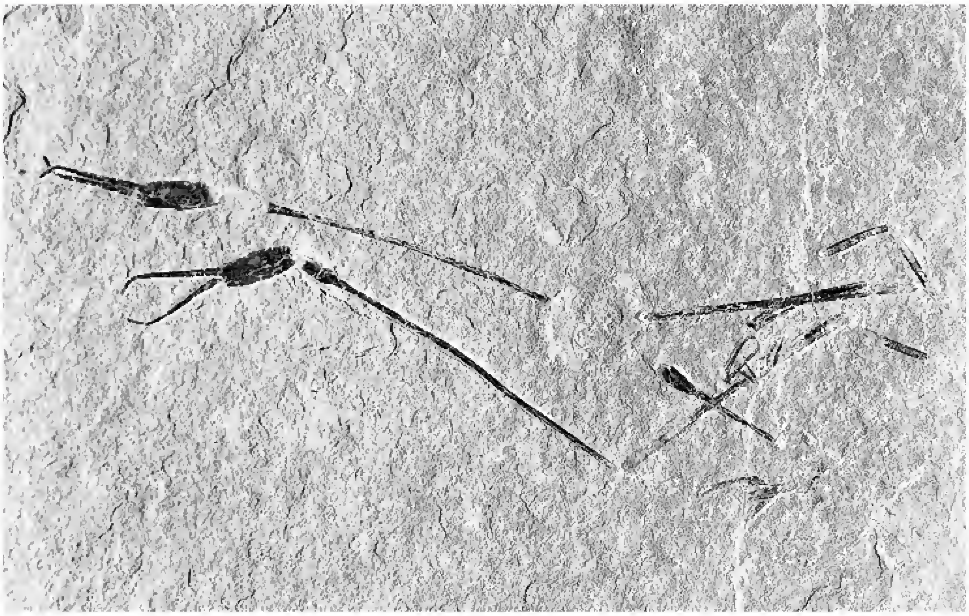


Abb. 1. *Dusa araneae* n. sp., Holotypus. Nusplinger Steinbruch auf dem Westerberg bei Nusplingen; Nusplinger Plattenkalk, Schicht L, 10–15 cm v. o. (vgl. Profil in Dietl et al. 1998); Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone; SMNS Inv.-Nr. 64511 (Grabung Museum 2000). Foto R. Harling. – x1.

Dusa araneae n. sp.

Abb. 1

v 2001 *Dusa* n. sp. aff. *denticulata* Münster. – Dietl & Schweigert, S. 71, Abb. 84 [= Holotypus].

Holotypus: Original zu Abb. 1, aufbewahrt im SMNS, Inv.-Nr. 64511.

Locus typicus: Nusplinger Steinbruch auf dem Westerberg bei Nusplingen, Zollernalbkreis, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk, Schicht L im Profil in Dietl et al. 1998 (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone).

Derivatio nominis: Nach lat. *aranea* = Spinne, aufgrund des spinnenartig verlängerten ersten Pereiopodenpaars.

Untersuchtes Material: Nur Holotypus bekannt.

Vorkommen: Ober-Kimmeridgium von Nusplingen.

Diagnose. – Art der Gattung *Dusa* mit extrem verlängertem Carpus am ersten Pereiopoden.

Diagnosis. – Species of *Dusa* with extremely prolonged carpopodite of 1st pereiopod.

Beschreibung. – Beim Holotypus von *Dusa araneae* n. sp. handelt es sich um eine unvollständige, wahrscheinlich etwas zerbissene Exuvie, die aus dem kompletten ersten Pereiopoden-Paar und Resten der zweiten Pereiopoden besteht. Die Propoditen des ersten Paars besitzen eine Länge von etwa 23,5 mm, einer ist vor der Einbettung im proximalen Abschnitt zerbrochen. Sie tragen pinzettenartige, unbezahnte Scheren. Dactylus und Index sind genau gleich lang; sie messen etwa 13 mm. Der

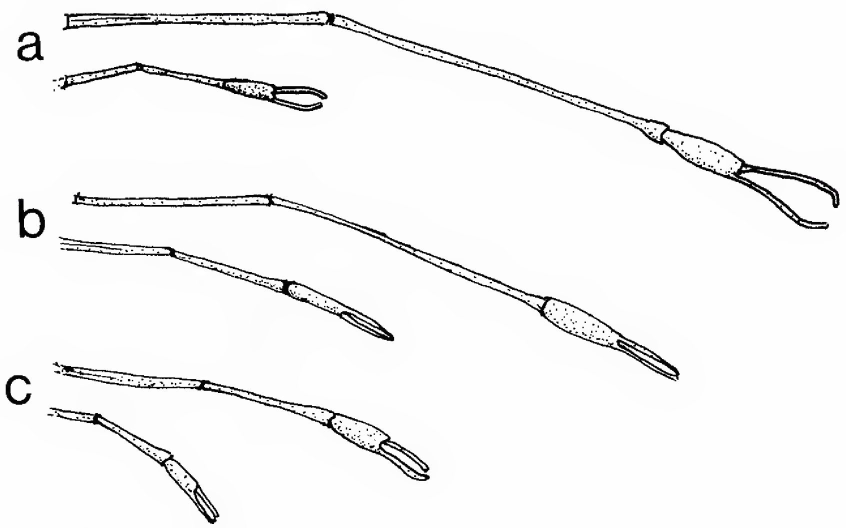


Abb. 2. Schematischer Vergleich der 1. und 2. Pereiopoden von a) *Dusa araneae* n. sp., b) *Dusa denticulata* MÜNSTER und c) *Dusa monocera* MÜNSTER. – x1.

äußerst schlanke, in der Mitte lediglich etwa 0,7 mm dicke Carpopodit ist distal kelchartig verbreitert. Er besitzt eine Gesamtlänge von 45 mm. Der anschließende Meropodit ist 34 mm lang. Die Propoditen des wahrscheinlich zweiten Pereiopodenpaars sind ähnlich gestaltet wie die des ersten Paares, aber mit 15 mm Länge deutlich kürzer. Scherenballen und zugehörige Scheren sind vermutlich durch einen Biß voneinander getrennt, liegen aber noch benachbart. Weitere Extremitätenteile lassen sich nicht eindeutig einem bestimmten Pereiopodenpaar zuordnen.

Vergleiche. – Die ersten Pereiopoden sind bei *D. araneae* n. sp. etwa doppelt so lang wie bei *Dusa monocera* MÜNSTER und auch deutlich länger als bei *Dusa denticulata* MÜNSTER, was in erster Linie auf die bedeutend verlängerten Carpopoditen zurückzuführen ist (vgl. Abb. 2). Der Größenunterschied beruht sicher nicht auf unterschiedlichen Ontogeniestadien, da adulte Exemplare der oberjurassischen Arten *Dusa denticulata* MÜNSTER oder *D. monocera* MÜNSTER beide ähnlich große Propoditen aufweisen wie *D. araneae* n. sp., jedoch einen viel kürzeren Carpopoditen. Die Scherenfinger des 1. Pereiopoden von *Dusa araneae* n. sp. sind am stärksten pinzettenartig gebogen und auch noch etwas länger als bei den anderen Arten. *Dusa denticulata* MÜNSTER nimmt zwar hinsichtlich der Länge des 1. Pereiopoden eine vermittelnde Stellung zwischen *D. araneae* n. sp. und *D. monocera* MÜNSTER ein, doch finden sich zwischen diesen klar umrissenen Taxa keine Übergänge.

Eine weitere oberjurassische Art, die bisher der Gattung *Dusa* zugerechnet wurde, *D. bronni* MÜNSTER, ist extrem selten. Neben dem Holotypus aus der Redenbacher'schen Sammlung (MNB) lagen mir lediglich drei Neufunde zum Vergleich vor. Sie stammen aus dem Plattenkalk von Zandt (SMNS und Coll. P. RÜDEL, München). Im Unterschied zu allen übrigen Vertretern der Gattung *Dusa* sind die Scherenfinger bei *D. bronni* auf der Occlusalfläche mit feinen, langen Dornen besetzt. Die Neubearbeitung dieser Form ist im Zusammenhang mit der Revision anderer Decapoden-Taxa aus den Solnhofener Plattenkalken in Zusammenarbeit mit Dr. A. GARASSINO (Milano) geplant.

Unterordnung Eukyphida BOAS, 1880
? Überfamilie Palaemonoidea RAFINESQUE, 1815

Gattung *Schmelingia* n. g.

Typusart: *Schmelingia wulfi* n. sp.
Derivatio nominis: Nach MAX SCHMELING (geb. 28.9.1905), berühmter deutscher Boxer, wegen der an Boxhandschuhe erinnernden Gestalt der Propoditen am stark differenzierten 1. Pereiopoden.

Diagnose. – Siehe Diagnose der Typusart.
Diagnosis. – See diagnosis of the type species.

Schmelingia wulfi n. sp.
Abb. 3–4

v 1994 Unbekannter Schwimmkrebs. – FRICKHINGER, Abb. 191 [= Holotypus].

Holotypus: Original zu Abb. 3, JME, Inv.-Nr. SOS 4788 (Coll. M. WULF, Rödelsee, Nr. 9215).
Locus typicus: Blumenberg bei Eichstätt („Kohlplatte"), Südliche Frankenalb, Bayern.
Stratum typicum: Solnhofener Plattenkalk, Solnhofen-Formation (Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone).
Derivatio nominis: Nach Herrn MATTHIAS WULF, Rödelsee, der den Holotypus zur Bearbeitung zur Verfügung stellte.
Untersuchtes Material: Nur Holotypus.
Vorkommen: Unter-Tithonium (Hybonotum-Zone) von Eichstätt.

Diagnose. – Kleinwüchsige Garnele mit stark verlängerten ersten Pereiopoden, deren Propoditen etwas an Boxhandschuhe erinnern und Papageienschnabel-artig übergreifende Scherenfinger tragen. Panzeroberfläche linienhaft punctat.

Diagnosis. – Small-scale shrimp with elongated 1st pereiopods; propodits resemble boxing gloves, their fingers are unequal in size and have the shape of a parrot's beak; surface of shell with punctate lines.

Beschreibung. – Der Holotypus von *Schmelingia wulfi* n. sp. besteht aus einer fast vollständig erhaltenen Exuvie, die auf der Schichtfläche einer Kalkplatte liegt. Seine Gesamtlänge ohne die zweiten Antennen beträgt in der Dorsallinie, vom Rostrum an gemessen, 47 mm, einschließlich der Antennen 73 mm. Die ersten, doppelt begeißelten Antennen sind kurz und nur undeutlich erhalten. Die Länge der zweiten Antennen ohne deren Basis, die verdeckt ist, beträgt nur etwa 21,5 mm und ist damit auffällig gering.

Der sehr dünnschalige Carapax ist von einem äußerst eigentümlichen, feinen linienhaften Punktmuster überzogen, wie es sonst nur noch in der Gattung *Hefriga* auftritt (vgl. OPPEL 1862, Taf. 38, Fig. 2). Bei der Gattung *Blaculla* MÜNSTER kann dieses Merkmal im Gegensatz zur Behauptung FÖRSTERS (1967: 172) bislang nicht bestätigt werden. Die Länge des Carapax beträgt 14 mm, die maximale Höhe 7 mm. Ein Furchenmuster ist nicht ausgebildet. Der Carapax läuft dorsal in einen kurzen, ventral leicht eingekrümmten Sporn aus, wobei keine Bedornungen erkennbar sind.

Maxillipeden sind nicht erhalten. Das erste Pereiopoden-Paar ist stark verlängert und trägt ungewöhnlich gestaltete Scheren. Die besondere Länge dieses Beinpaars ist in erster Linie auf den verlängerten Carpopoditen (Länge 11,7 mm) zurückzuführen. Der daran anschließende Meropodit ist etwa 12,3 mm lang. Die Oberfläche dieses

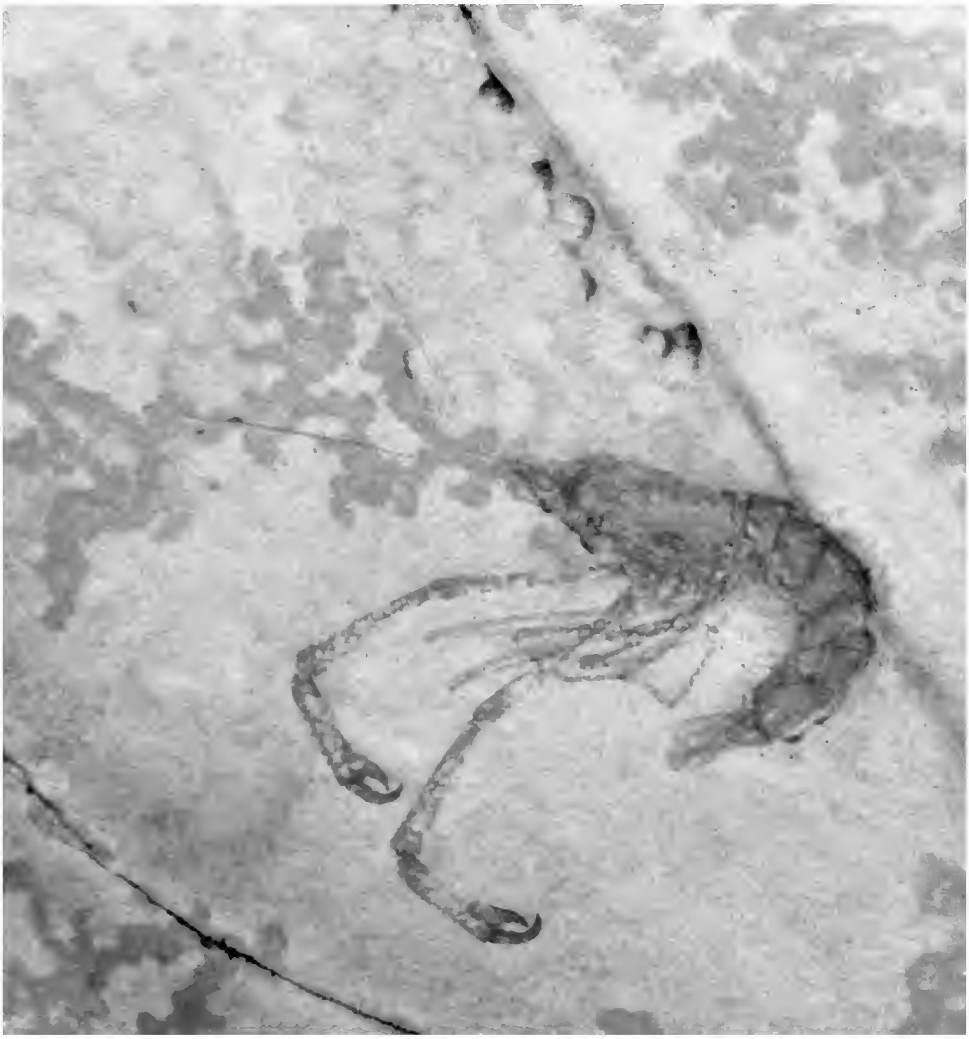


Abb. 3. *Schmelingia wulfi* n. g. n. sp., Holotypus. Blumenberg („Kohlplatte") bei Eichstätt; Solnhofener Plattenkalk, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone; JME Inv.-Nr. SOS 4788 (Coll. M. WULF, Nr. 9215). – x2.

Beinpaars ist schwach bepustelt, die übrigen Beinpaare sind glatt. Der 11 mm lange und maximal 3 mm breite Propodus ist randlich von kurzen, nach vorn gerichteten Dornen besetzt; auf Dactylus und Index setzt diese Bedornung jedoch aus. Der Dactylus ist stark einwärts gekrümmt und überragt den nur schwach gekrümmten, dornartigen Index deutlich. Eine Scherenbezahnung ist nicht feststellbar. Die beiden folgenden Pereiopoden sind glatt, sehr schlank und recht lang, lassen aber durch ungünstige Einbettungslage nicht erkennen, ob sie Scheren tragen. Große Scheren sind allerdings auszuschließen, da sie sich sonst hätten durchpausen müssen. Die beiden hintersten, ebenfalls langen und schlanken Pereiopodenpaare sind mit Sicherheit achelat und enden in einem spitzen Dorn.

Das eingekrümmte Abdomen besteht aus sechs Somiten, die dasselbe feinpunk-

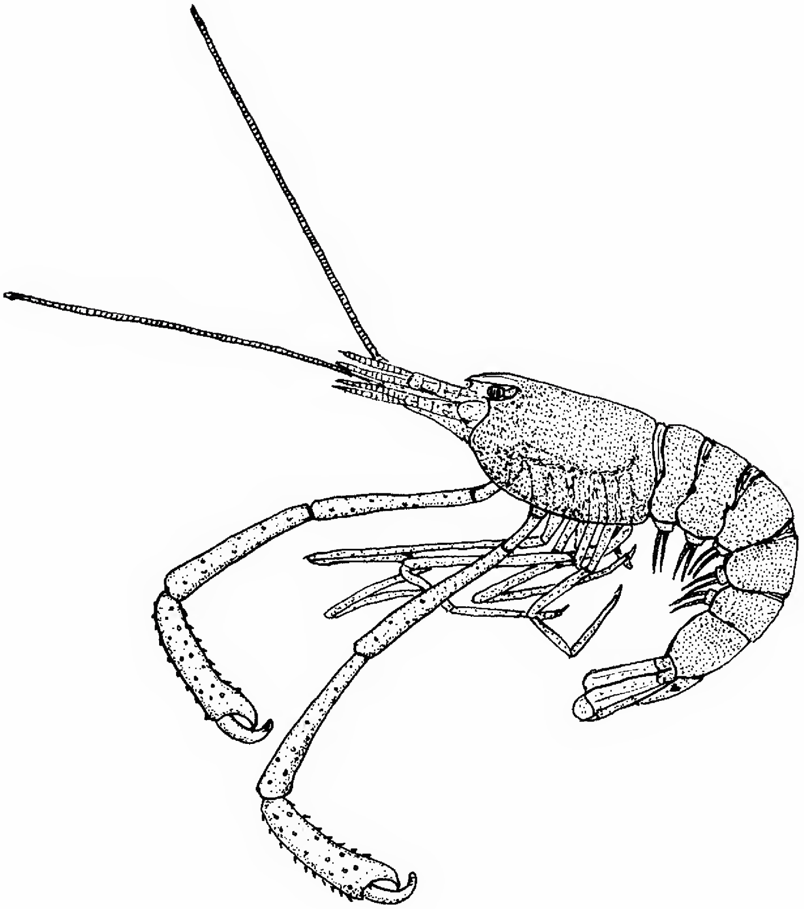


Abb. 4. Leicht ergänzte, an den Holotypus angelehnte Rekonstruktion von *Schmelingia wulfi* n. g. n. sp. – x2.

tierte Oberflächenmuster aufweisen wie der Carapax. Die fünf vorderen Somite sind ungefähr gleich groß, wogegen der sechste deutlich verlängert ist. Die fünf vorderen Somite weisen Pleuren auf, deren ventrale Ränder gerundet und glatt sind. Beim zweiten Somiten überlappen die Pleuren leicht mit dem vorangehenden und nachfolgenden Segment. Teilweise sind noch schwache Reste der Pleopoden erhalten.

Das Telson wird von den Uropoden weitgehend verdeckt. Es läuft spitz zu und erreicht ungefähr 2/3 der Länge der Uropoden. Seitlich ist ein kurzer Dorn ausgebildet. Die Uropoden sind wie bei der Gattung *Hefriga* lang und schlank. Die Exopoditen weisen gleichfalls eine Diäresis auf. In den Rekonstruktionszeichnungen OPPELS (1862) ist dieses Merkmal allerdings aufgrund schlechter Erhaltung unberücksichtigt geblieben, erst FÖRSTER (1967, Abb. 5) gab eine verläßliche Rekonstruktion.

Vergleiche. – Bei Erhaltung der charakteristischen 1. Pereiopoden besteht aufgrund der einzigartigen Scherenform keinerlei Verwechslungsmöglichkeit mit anderen Decapoden. Die engsten Beziehungen bestehen ohne Zweifel zur Gattung *Hefriga*, die als einzige eine entsprechende linienhaft punctate Musterung auf Carapax und Abdomen zeigt. Bei *Hefriga* tragen jedoch die ersten beiden Beinpaare abweichende Scheren, und das dritte Beinpaar ist anstelle des ersten am stärksten verlängert. Außerdem ist bei *Hefriga* das Rostrum gezähnelt. Der allgemeine Habitus von *Schmelingia wulfi* n. sp. erinnert auch etwas an die nur ungenügend bekannte, taxonomisch umstrittene Gattung *Bombur* MÜNSTER, von der die Form der Extremitäten unbekannt ist (vgl. FÖRSTER 1967; GARASSINO & TERUZZI 1993).

3. Phylogenetische und paläoökologische Aspekte der beiden neuen Arten

Im Nusplinger Plattenkalk fand sich bisher lediglich der unvollständig erhaltene Holotypus von *Dusa araneae* n. sp., daneben wurde dort aber eine größere Anzahl an Belegen der auch aus dem Solnhofener Plattenkalk bekannten Art *Dusa monocera* MÜNSTER gefunden (Abb. 5), wogegen *Dusa denticulata* MÜNSTER nach derzeitiger Kenntnis fehlt. *D. monocera* kommt bereits im Ober-Kimmeridgium (Subeumela-Subzone) von Brunn in Ostbayern vor (vgl. RÖPER et al. 1996, Abb. 93). Die beiden Arten *Dusa araneae* n. sp und *D. monocera* sind also keinesfalls auseinander hervorgegangen und deshalb nicht als Glieder einer Chronokline aufzufassen, sondern existierten gleichzeitig und waren vermutlich an etwas unterschiedliche Biotope bzw. Nahrung angepaßt. Die Gattung *Dusa* ist bereits aus der Obertrias der Südalpen und des Apennin beschrieben (PINNA 1974, 1976; DALLA VECCHIA 1993; GARASSINO & TERUZZI 1993; GARASSINO et al.1996) und besitzt demnach ihren Ursprung in der Tethys. Bei der obertriassischen Art *D. longipes* (PINNA) wird ein Geschlechtsdimorphismus diskutiert, der sich in einer unterschiedlichen Scherenform am verlängerten ersten Pereiopoden äußern soll. In der Länge des Carpopoditen besteht allerdings kein Unterschied zwischen den mutmaßlichen Dimorphen. Damit dürfte jedenfalls zwischen den verschiedenen oberjurassischen Formen wohl keine Geschlechtsdimorphenbeziehung bestehen.

Im Nusplinger Plattenkalk stammen die meisten Exemplare von *Dusa* aus einem bestimmten Schichtabschnitt innerhalb des Plattenkalks G sowie einer Lage im Plattenkalk L (vgl. Profil in DIETL et al. 1998), allerdings nicht die hier beschriebene *Dusa araneae* n. sp. Es handelt sich dabei fast stets um Exuvien (vgl. Abb. 5) oder Teile davon. Lediglich in einem einzigen Fall liegt ein körperlich erhaltenes, offenbar abgebissenes Abdomen vor, das aufgrund einer ventralen Zähnelung der Pleuren an den Abdominalsegmenten mit hoher Wahrscheinlichkeit der Gattung *Dusa* zugeordnet werden konnte. Die verglichen mit vielen anderen Decapodenarten noch relativ größere Häufigkeit von *Dusa monocera* im Nusplinger Plattenkalk weist darauf hin, daß sich deren Lebensraum in der unmittelbaren Nachbarschaft der Plattenkalk-Lagune befunden haben muß, wohl in Stillwasserarealen innerhalb von Schwamm-Mikrobenriffen, wogegen die nur einmal nachgewiesene *Dusa araneae* n. sp. eine noch stärkere Spezialisierung an ein ganz bestimmtes, nur selten vorkommendes oder fossil überliefertes Habitat besessen haben muß.

Die extreme Seltenheit von *Schmelingia wulfi* n. sp. deutet ebenso wie im Fall von *Dusa araneae* n. sp. darauf hin, daß ihr Lebensraum weitab vom späteren Einbet-

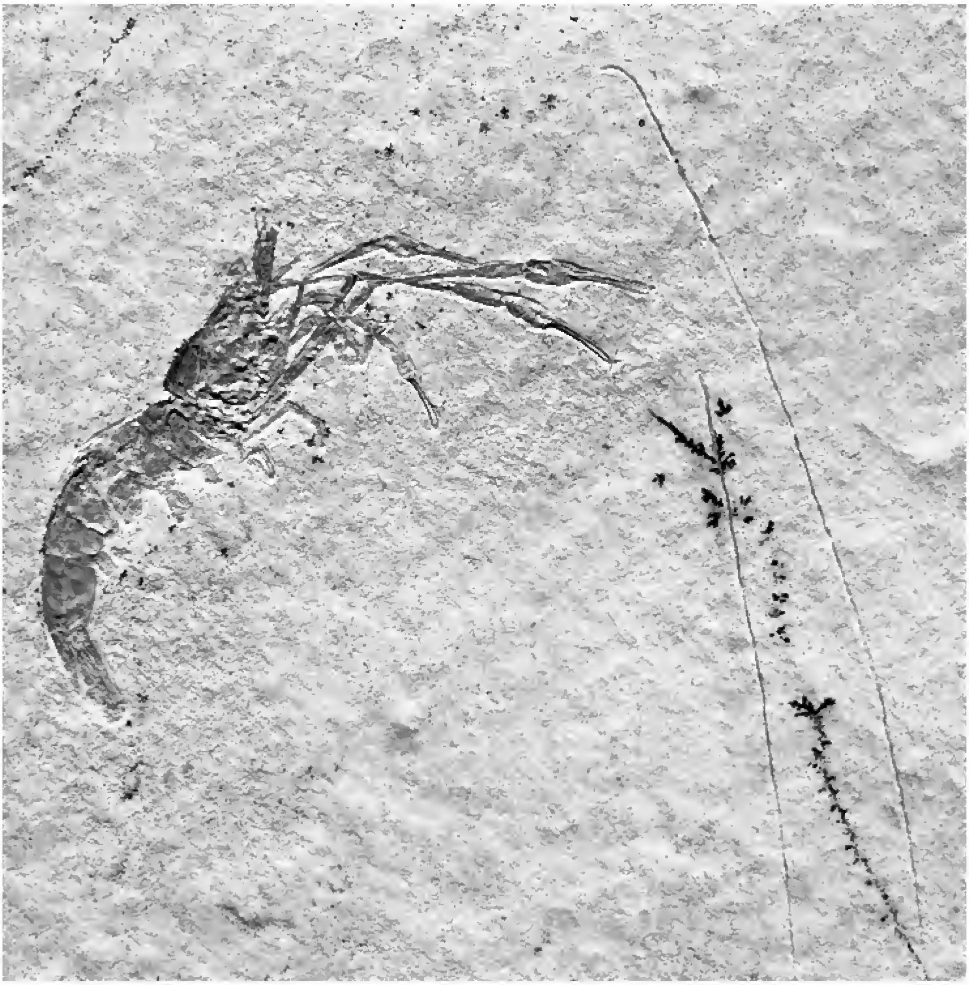


Abb. 5. *Dusa monocera* Münster, Antennen abgebrochen, aber noch vor der Exuvie liegend. Nusplinger Steinbruch auf dem Westerberg bei Nusplingen; Nusplinger Plattenkalk, Schicht L, 40–50 cm v. o.; Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone; SMNS Inv.-Nr. 64680 (Grabung Museum 2001). – x1.

tungsort lag und es somit ganz besonderer Gegebenheiten bedurfte, damit dieses Taxon überhaupt überliefert werden konnte. Auffälligerweise ist zusammen mit dem Holotypus von *Schmelingia wulfi* n. sp. im selben Steinbruch noch ein weiteres Exemplar dieser Art gefunden worden (mündl. Mitt. P. Rüdel, München und P. Kaszmekat, Wassertrüdingen), was sicher kein Zufall ist, sondern für eine Event-artige Überlieferung spricht. Die stratigraphische Reichweite solcher an sich kaum überlieferungsfähiger Formen ist deswegen schwer abzuschätzen, wie an der Gattung *Dusa* ersichtlich ist, die schon in der Obertrias ausdifferenziert war. Systematisch schließt sich *Schmelingia* allerdings enger an die Gattung *Hefriga* an und dürfte mit dieser eine gemeinsame, noch unbekannte Stammform besitzen. *Hefriga* wird zwar in die Nähe der Palaemonidae gestellt, kann aber keiner rezenten Familie klar zugeordnet werden (Förster 1967; Glaessner 1969). Im Vergleich mit *Hefriga* erscheint *Schmelingia* stärker abgeleitet. Auch *Hefriga* ist derzeit nur aus den Plattenkalken des süddeutschen Oberjura bekannt (Solnhofen, Eichstätt, Nusplingen).

Aufgrund der stark abweichenden Scherengestalt ist eine unterschiedliche Lebens- bzw. Ernährungsweise für *Dusa* und *Schmelingia* anzunehmen. *Dusa* besitzt grazile, pinzettenartige Scheren, mit denen Detritus oder vielleicht auch Aas abgezupft werden konnte. Die auffallend lange Scherenhand von *Schmelingia* im Verhältnis zu den gedrungenen, kräftigen Scherenfingern bildet einen günstigen Hebelarm und ermöglicht aufgrund des spitzen, einwärts gerichteten Dactylus eine punktuelle Kraftübertragung. Damit tritt eine Haltefunktion gegenüber einer Knackfunktion zurück. Die Dactyli des Holotypus weisen deutliche Abnutzungsfacetten auf. Zwar kann nicht genau präzisiert werden, wovon sich *Schmelingia wulfi* n. sp. konkret ernährt hat, doch dürfte es sich wohl um verhältnismäßig kleine, aber stark gepanzerte und wenig wehrhafte Objekte gehandelt haben. Letzteres ist aufgrund der sehr langen, schlanken Pereiopoden zu vermuten, die sonst von der potentiellen Beute selbst hätten leicht beschädigt werden können. *Dusa* dürfte sich auf der Nahrungssuche dicht über dem Meeresboden schwebend fortbewegt haben (vgl. Balss 1923). *Schmelingia* besitzt gegenüber *Dusa* wesentlich kürzere Antennen und muß deswegen in flacherem Stillwasser gelebt haben, dort vielleicht in Höhlungen oder anderen Verstecken auf langsam vorbeischwimmende Beute lauernd.

4. Conclusions

During excavations in several late Jurassic lithographic limestone sites in southern Germany and the study of material housed in private collections several new decapod taxa were discovered and wait to be described.

Among the natantian decapods, there is a still incompletely known new species of *Dusa* Münster, characterized by extremely elongated 1st pereiopods. It is described herein as *Dusa araneae* n. sp.; the only specimen comes from the Nusplingen Lithographic Limestone of Swabia. Another similar, but not closely related form of small shrimps exhibits prolonged 1st pereiopods with chelae that have a very characteristic outline resembling boxing gloves. The latter species is described herein as *Schmelingia wulfi* n. g. n. sp., hitherto based on a single but rather well preserved specimen from the Solnhofen Lithographic Limestone of Eichstätt. The carapace and abdomen of *Schmelingia* is covered with a very typical densely punctate pattern, a character only shared by *Hefriga*, which is therefore thought to have a common ancestor with *Schmelingia*. If the tentative attribution of *Hefriga* to Palaemonoidea is true, as earlier suggested (Förster 1967; Glaessner 1969), *Schmelingia* must either be placed in the same eukyphid taxon.

Both *Dusa* and *Schmelingia* did not live in the same environment in which their moults were embedded. Surely, this is the main reason for their overall rarity. The mode of life of *Dusa* and *Schmelingia* is discussed; both are suggested to have had very different prey. *Dusa* with its pincer-like chelae represents a detritus feeder or, alternatively, a scavenger, whereas *Schmelingia* probably lived as a predator using its chelae in the manner of a tin-cracker.

5. Literatur

BALSS, H. (1923): Studien an fossilen Decapoden. – Paläont. Z., **5**: 123–147, 13 Abb.; Berlin.

DALLA VECCHIA, F. M. (1993): Segnalazione di crostacei nell'Unità Fonte Santa (Triasico sup.) presso Filettino (Lazio, Italia). – Gortania – Atti Mus. Friuli Stor. nat., **14**(1992): 59–69; Udine.

DIETL, G. & SCHWEIGERT, G. (2001): Im Reich der Meerengel – Fossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk. 144 S., 209 Abb.; München (Pfeil).

DIETL, G., SCHWEIGERT, G., FRANZ, M. & GEYER, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

FÖRSTER, R. (1967): Zur Kenntnis natanter Jura-Dekapoden. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **7**: 157–174, 1 Taf., 5 Abb.; München.

FRICKHINGER, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

– (1999): Die Fossilien von Solnhofen, **2**. 190 S., 288+21 Abb.; Korb (Goldschneck).

GARASSSINO, A. & TERUZZI, G. (1993): A new decapod crustacean assemblage from the Upper Triassic of Lombardy (N. Italy). – Paleont. Lombarda, N. S., **1**: 1–27, 5 Taf., 48 Abb.; Milano.

GARASSINO, A., TERUZZI, G. & DALLA VECCHIA, F. M. (1996): The macruran decapod crustaceans of the Dolomia di Forni (Norian, Upper Triassic) of Carnia (Udine, NE Italy). – Atti Soc. It. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano, **136**: 15–60, 24 Abb., 3 Tab.; Milano.

GLAESSNER, M. F. (1969): Decapoda. – *In*: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda **4/2**: 399–651, 181 figs.; Boulder/Colorado (University of Kansas and Geol. Soc. of America).

OPPEL, A. (1862): Über jurassische Crustaceen. – Palaeont. Mitt., **1**: 1–120, 38 Taf.; Stuttgart.

PINNA, G. (1974): I crostacei della fauna triassica di Cene in Val Seriana (Bergamo). – Mem. Soc. It. Sci. nat. Mus. civ. Stor. nat. Milano, **21**: 5–34; Milano.

– (1976): I crostacei decapodi dell'Alta Valvestino (Brescia). – Natura Bresciana, Ann. Mus. civ. Stor. nat., **13**: 33–42; Brescia.

POLZ, H. (1999): *Etallonia hoellorum* sp. nov. (Crustacea, Decapoda, Axiidae) aus dem Oberkimmeridgium der südlichen Frankenalb. – Archaeopteryx, **17**: 33–39, 1 Taf, 2 Abb., 2 Tab.; Eichstätt.

– (2000): *Glyphea viohli* sp. nov. (Crustacea: Decapoda: Glypheidae) aus den Solnhofener Plattenkalken. – Archaeopteryx, **18**: 17–25, 2 Taf., 2 Abb., 1 Tab.; Eichstätt.

RÖPER, M., ROTHGAENGER, M. & ROTHGAENGER, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn (Landkreis Regensburg). 102 S., 10 Taf., 120+6 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf-Verlag).

SCHWEIGERT, G. (2001): Eine neue Art der Gattung *Antrimpos* MÜNSTER (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) aus dem Oberjura Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **307**: 1–33, 8 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G., DIETL, G. & RÖPER, M. (2000): Die Panzerkrebse der Familie Erymidae VAN STRAELEN (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **285**: 1–25, 5 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G. & RÖPER, M. (2001): Neue Krebse der Gattung *Palaeastacus* (Crustacea: Decapoda: Erymidae) aus oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **313**: 1–10, 5 Abb.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert.smns@naturkundemuseum-bw.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 324	11 pp., 3 figs.	Stuttgart, 30. 8. 2002

Two new species of *Berbericeras* ROMAN, 1933 (Morphoceratidae, Ammonitina) from the Zigzag Bed (Lower Bathonian, Zigzag Zone) of Waddon Hill (Broadwindsor, Dorset, Southern England)

By Volker Dietze, Riesbürg, Charles Mangold, Lyon
and Robert B. Chandler, Croydon

With 3 figures

Abstract

Two new species of the morphoceratid ammonite genus *Berbericeras* ROMAN, 1933 from the Zigzag Zone (Lower Bathonian, Middle Jurassic) of Waddon Hill, Stoke Knap (Dorset, southern England) are described: *Berbericeras udalli* n. sp. and *B. stokense* n. sp. The systematic position of *Berbericeras* within the morphoceratids is discussed. We conclude that it is likely to represent a separate line of development.

Zusammenfassung

Aus der Zigzag-Zone (Unter-Bathonium, Mittlerer Jura) von Waddon Hill, Stoke Knap (Dorset, Süd-England) werden zwei neue Arten der Morphoceraten-Gattung *Berbericeras* ROMAN, 1933 beschrieben: *Berbericeras udalli* n. sp. und *B. stokense* n. sp. Die systematische Stellung der Gattung *Berbericeras* innerhalb der Morphoceratidae wird diskutiert. Sie repräsentiert offensichtlich einen eigenen Entwicklungszweig.

1. Introduction

The morphoceratid genus *Berbericeras* was introduced in 1933 by ROMAN, who described a dwarf fauna from the Macrescens Subzone of the Zigzag Zone from the surroundings of Djebel-es-Sekika in Algeria (North Africa). This pyritized fauna included the holotype and only specimen of "*Berbericeras sekikensis* nov. gen. nov. sp.", later re-figured by ROMAN (1938) and ARKELL (1957, 1958). ARKELL (1956: 277) reported specimens of *B. sekikense* collected by himself from the type locality, and from Beni Bahdel (Tlemcen Mountains, Algeria). Another specimen of this rare species was figured by Sturani (1967, pl. 11, fig. 3), it is almost identical to the holotype and was collected in the Alpes de Haute Provence near Digne from a Lower Bathonian level younger than the Convergens Subzone. Torrens (1987: 97) considered the holotype of *B. sekikense* to represent the nucleus of an "*Asphinctites*" *pinguis*. In his opinion, the fauna from Djebel-es-Sekika can be correlated with the Yeovilensis Subzone at Bas Auran (beds 5 to 3, in particular), or with the assemblage from Col de Pierre Basse (Sturani 1967: 15). The specimens reported by Seyed-Emami et al. (1991, pl. 4, fig. 12, 13) from Iran, as *Berbericeras sekikense* came from the Yeovilensis/Tenuiplicatus Subzone of the Zigzag Zone, hence they are slightly younger than the holotype of the species. In 1997, Mangold discussed the systematic position of the genus *Berbericeras* within the Morphoceratidae.

In Britain Dietze & Chandler (1998) reported some new ammonites from the Zigzag Bed of Waddon Hill, Stoke Knap in southern England, and included specimens described here in detail. Huxtable (1998) has also described the Zigzag Bed of the area. Over some ten years the Wessex Cephalopod Club excavated a large area of Zigzag Bed for ammonites. Among thousands of specimens collected, only five belong to *Berbericeras*. The extreme rarity of this genus in the Zigzag Bed of southern England is the likely reason why neither Buckman (1909–1930) nor Arkell (1951–1959) were able to figure a true *Berbericeras* from the area. The only specimen reported by Arkell (1958) as *B. sekikense* is a mis-identification of a finely ribbed *Holzbergia schwandorfense* (Arkell)[m], a microconch *Morrisiceras* from the Middle Bathonian Morrisi Zone (see Torrens 1971). Another small ammonite, which Arkell (1955, pl. 17, fig. 6) published as "*Ebrayiceras filicosta* Wetzel", could be a *Berbericeras* (see chapter 2). Both lists of ammonite taxa from the Zigzag Bed of Dorset compiled by Torrens (1969) and Parsons (1975) lack *Berbericeras*.

The main purpose of this publication is to describe two new species of *Berbericeras* from the Lower Bathonian. During the morphological study of these specimens other morphoceratids from the Middle and Upper Bathonian were analysed in detail and as a result, some of them must also now be included into *Berbericeras*.

Acknowledgements

N. Schaffeld (Verden/Aller), J. H. Callomon (London), A. G. England, W. J. E. Jones, and the late S. Udall (Bradford Abbas) of the Wessex Cephalopod Club contributed to this study. We are especially indebted to D. Tolley, who kindly allowed several large excavations on his property, and D. Allen for his expertise with the digging machine. Dr G. Schairer (München) is thanked for making possible the study of published material from Iran. Dr G. Schweigert (Stuttgart) provided valuable guidance regarding the subject matter and manuscript.

Abbrevitions:

[M]	macroconch species
[m]	microconch species
d	diameter [mm]
h	height of last whorl [mm]
w	width of section [mm]
u	width of umbilicus [mm]
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany

2. Systematic description of the new species

Family Morphoceratidae HYATT, 1900

Genus *Berbericeras* ROMAN, 1933 [M]

Type species: *Berbericeras sekikensis* ROMAN, 1933 [M].

Diagnosis. – Extremely small, evolute morphoceratids, bearing constrictions, sometimes with a ventral band.

Berbericeras udalli n. sp. [M]

Fig. 1

? 1955 *Ebrayiceras filicosta* WETZEL. – ARKELL, p. 141, pl. 17, fig. 6.
v ? 1991 *Berbericeras sekikense* ROMAN. – SEYED-EMAMI et al., p. 74, pl. 4, figs. 12–13.

Holotype: Specimen figured as Fig. 1a-d, housed in the collections of the SMNS, no. 64669.

Type locality: Waddon Hill, Stoke Knap (near Broadwindsor, Dorset), southern England.

Type horizon: The Zigzag Bed of Waddon Hill, see DIETZE & CHANDLER 1998 (Lower Bathonian, Zigzag Zone, condensed interval including Convergens to Yeovilensis Subzones).

Derivation of name: After the late STEVEN ("Zigzag-Steve") UDALL (Bradford Abbas), who was instrumental in the excavations of the Zigzag Bed of Waddon Hill.

Records: Southern England, ?Iran.

Material: Holotype and two cf.-specimens.

Diagnosis. – Medium-sized species of *Berbericeras* with a high oval section and a moderately wide umbilicus, bearing fine ribbing of the morphoceratid style.

Description. – The holotype of *B. udalli* n. sp. (Fig. 1a-d) is uncrushed and almost completely preserved with the shell. The simple peristome is preserved at both flanks. The section is subquadrate, the maximum width is slightly higher than the umbilical seam which forms an angle of almost ninety degrees. In the last quarter of the last whorl, the body chamber is eccentric, indicating maturity. Towards the umbilicus there is a short and steep umbilical area, which becomes more rounded in the eccentric part of the body chamber. The fine ribs cross the venter without interruption in a rectiradiate direction. The primaries commence at the umbilical edge, where they are slightly rursiradiate. They become much thickened towards the umbilical seam and change to a prorsiradiate direction. On the inner third of the flanks, the primaries subdivide once or at maximum three times, sometimes, intercalatory ribs also occur. A short distance behind the aperture, the shell becomes almost smooth, apart from fine growth lines. In every whorl 4–6 constrictions are visible. These are very strongly prorsiradiate so that they cut the ribs. A weak pathology (forma verticata) of the ribbing does not disturb the specific characters. The examination of the suture line is impossible due to the intact preservation of the shell.

Remarks. – Another specimen (Fig. 1e-h) is only tentatively included in the new *Berbericeras* species as *B.* cf. *udalli* n. sp. In lateral view, this specimen looks rather close to the holotype. The eccentric coiling starts earlier, half a whorl behind the aperture. The umbilical seam starts becoming rounded later, and exhibits thickened primaries up to the end of the body chamber. Just before the aperture, the cross section is more depressed than in the holotype. In ventral view this specimen shows a significant difference to the holotype of *B. udalli* n. sp. Where the shell is broken

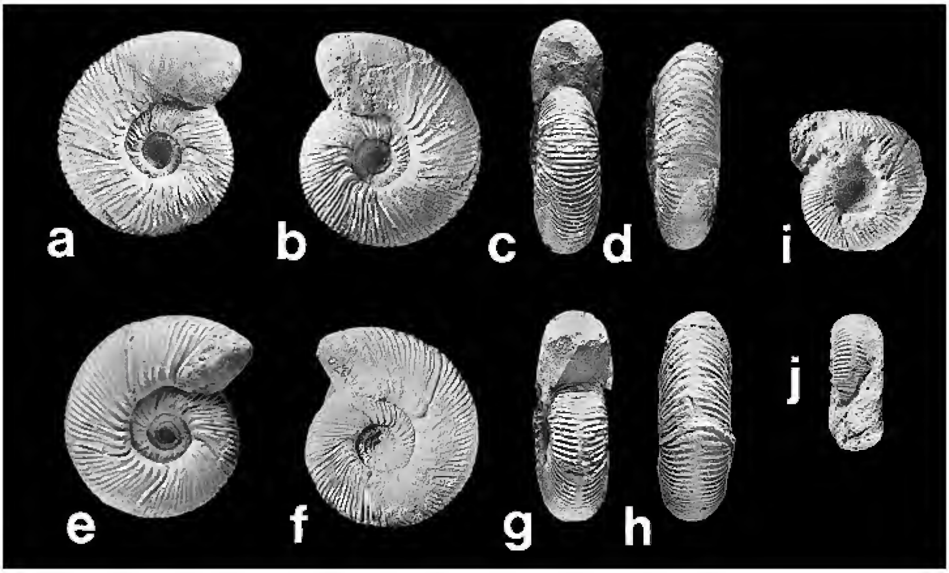


Fig. 1. a–d: *Berbericeras udalli* n. sp., holotype (SMNS no. 64669), lateral and ventral views; e-h: *Berbericeras* cf. *udalli* n. sp. (SMNS no. 64670), lateral and ventral views; i-j: *Berbericeras* cf. *udalli* n. sp. (SMNS no. 64671), lateral and ventral views. – Inferior Oolite, Zigzag Bed, Waddon Hill, Stoke Knap (Dorset, southern England). Lower Bathonian, Zigzag Zone, condensed interval (Convergens – Yeovilensis Subzones); ex coll. V. DIETZE. – a-h: x1; i-j: x2.

away, the ventral ribs are interrupted, but with the shell preserved a smooth band is developed which is not deeper than the ribs. At the end of the body chamber, the ribs cross the venter without interruption. The ribs of both flanks are slightly alternating. In ventral view, the ribbing is more or less prorsiradiate.

Another slightly pathological specimen (Fig. 1i–j) also shows a ventral interruption of the ribbing. Unfortunately, it is impossible to decide if this specimen represents a juvenile or a microconch *Berbericeras*.

The specimens which SEYED-EMAMI et al. (1991) figured as *B. sekikense* from eastern Central Iran are very similar to the holotype of *B. udalli* n. sp. In comparison with the specimens from southern England the secondaries are more rectiradiate, the latter exhibiting finer ribbing. In contrast to the original description, the specimens from Iran exhibit an umbilical seam with thickened primaries similar to the holotype of *B. udalli* n. sp., but that are not present in the holotype of *B. sekikense*.

ARKELL (1955) figured an ammonite as "*Ebrayiceras filicosta* WETZEL" that might represent an unusually large specimen of *Berbericeras*, because the ribbing is not interrupted on the venter. The last part of the body chamber is not preserved, so that it is impossible to decide if it represents a *B. udalli* n. sp. or a pathological specimen of *Ebrayiceras*. If it is a *Berbericeras*, the lack of constrictions could be the result of the abnormal diameter of this specimen.

Comparisons. – It is difficult to distinguish *B. udalli* n. sp. from *B. sekikense* ROMAN, because the holotype of the latter is only a very small phragmocone. Nevertheless, when comparing identical ontogenetic stages, several significant differences were found, thus we decided to erect the new taxon *B. udalli* n. sp. In *B.*

sekikense the umbilical seam is always rounded, and the primaries do not show thickenings in this area of the shell. In contrast, the well-developed umbilical seam with thickened primaries of *B. udalli* n. sp. exhibits a clear "morphoceratoid" character. The cross section is more circular in *B. sekikense* than in *B. udalli* n. sp. The shallow ventral furrow, which is present in *B. sekikense* seems to be of little diagnostic relevance (see chapter 3). The specimen figured by STURANI (1967, pl. 11, fig. 3) from the Lower Bathonian of Col de Pierre Basse (located between Digne and Barrême) is morphologically almost identical with the holotype of *B. sekikense*.

The differences between *B. udalli* n. sp. and *B. stokense* n. sp., "*Dimorphinites*" *nodifer* WENDT and morphoceratids from the Middle and Upper Bathonian are discussed below.

Measurements:

	d	h	u	w
Holotype	28	10	9	9
SMNS no. 64671	13	4	4	?
SMNS no. 64670	27	10	10	9

Berbericeras stokense n. sp. [M]

Fig. 2

Holotype: Original of Fig. 2a-c, SMNS no. 64672.

Type locality: Waddon Hill, Stoke Knap (near Broadwindsor), Dorset, southern England.

Type horizon: Zigzag Bed of Waddon Hill; for details see DIETZE & CHANDLER 1998 (Lower Bathonian, Zigzag Zone, condensed interval including Convergens to Yeovilensis Subzones).

Derivation of name: After Stoke Knap, the name of the type locality.

Records: Southern England.

Material: Holotype and one paratype.

Diagnosis. – Rather large, evolute species of *Berbericeras* with a tall cross section and many constrictions.

Description. – The holotype of *B. stokense* n. sp. is an adult specimen with the posterior part of the body chamber missing. The peristome is simple, indicating a macroconch. The umbilical portion of the peristome broke away during extraction and was lost. The whorl cross section is high and subquadrate with a rounded venter. The whorls overlap each other more than 50% of the whorl height. On the body chamber, where preserved, the overlap on to the previous whorl is about 70 % of the whorl height. The umbilical seam is well developed. In the last quarter of the last whorl it becomes rounded and flattened. The ribbing is fine and rectiradiate in the umbilical area. The ribs thicken at the umbilical seam and become prorsiradiate. On the venter of the body chamber, the ribbing is very prorsiradiate, but interrupted. On the venter of the phragmocone, the ribs are only weakly prorsiradiate. The sculpture exhibits many constrictions, about 10 on the last whorl of the phragmocone. The suture line is not visible due to the preservation of the shell.

Remarks. – The paratype of *B. stokense* n. sp. figured as Fig. 2d-e is a little smaller, more involute specimen than the holotype. On the body chamber the primaries still form node-like thickenings. These differences are interpreted as being within the range of variability of the morphospecies *B. stokense* n. sp.

Comparisons. – *B. stokense* n. sp. differs from *B. sekikense* ROMAN by possessing a taller, higher cross section, and a well developed umbilical seam comprising

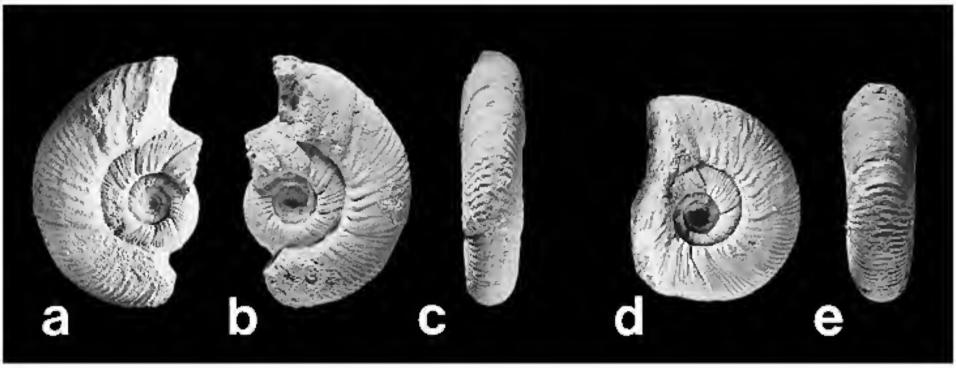


Fig. 2. a–c: *Berbericeras stokense* n. sp., holotype (SMNS no. 64672), lateral and ventral views; d-e: paratype(SMNS no. 64673), lateral and ventral views. – Inferior Oolite, Zigzag Bed, Waddon Hill, Stoke Knap (Dorset, southern England). Lower Bathonian, Zigzag Zone, condensed interval (Convergens – Yeovilensis Subzones); ex coll. V. Dietze. – All x1.

thickened primaries. The ventral ribbing of *B. stokense* n. sp. is more prorsiradiate and interrupted. Probably *B. stokense* reached a somewhat larger diameter than *B. sekikense*.

In contrast to *B. udalli* n. sp., *B. stokense* n. sp. exhibits a much taller and higher cross section and a wider umbilicus. The ribbing of *B. stokense* n. sp. is a little stronger and has more constrictions. The ventral ribbing is more prorsiradiate and is interrupted by a siphonal furrow. "*Dimorphinites*" *nodifer* was described by Wendt (1963, pl. 21, fig. 5) from Monte Inici (Sicily). It comes from a level that contains some ammonites indicative of an early Bathonian age. Its cross section is wider than in the new species described here. In the species from Sicily, the ribbing is more rectiradiate in lateral view, similar to that of *Ebrayiceras* (see *Ebrayiceras* cf. *problematicum* (Gemmellaro) *in*: Hahn 1970). There are only a few constrictions before the beginning of the body chamber, and the thickening of the primaries is more pronounced. In addition, "*Dimorphinites*" *nodifer* differs from *B. stokense* n. sp. by lacking the ventral interruption of the ribbing. In respect of an early Bathonian age – there are no ammonites in that fauna that are indicative of a Middle or Late Bathonian age – "*Dimorphinites*" *nodifer* could well represent a *Berbericeras* (see chapter 3). An early Bathonian age is supported by the preservational state of the holotype of "*Dimorphinites*" *nodifer* that is identical (complete and not corroded) with that of *Morphoceras jactatum* (Buckman), another typical ammonite of Lower Bathonian. Other ammonites of the "fauna 7" of Wendt are younger, including Middle Callovian. The morphoceratoid character of the inner whorls of the latter species suggests that it may be closely related to the new species described here.

A specimen of "*Dimorphinites*" cf. *dimorphus* (Wendt, 1963, pl. 21, fig. 4) from the island of Favignana near Sicily could also have an early Bathonian age, like examples of *Ebrayiceras pseudoanceps* (Ebray) and *Ebrayiceras* cf. *filicosta* found in the same bed. A specimen of *Prohectioceras retrocostatum* (de Grossouvre) is also listed from "fauna 14" of Wendt (1963). This would indicate a late Bathonian age, however, this determination might be incorrect (see Galácz 1999: 151). The specimen figured as "*Dimorphinites*" cf. *dimorphus* (Wendt 1963, pl. 21, fig. 4) differs from *B. udalli* n. sp. by its much wider cross section and smaller umbilicus. Despite these differences, this specimen could also be a *Berbericeras*.

Another specimen described by Wendt (1963) as "*Dimorphinites dimorphus*" from Monte Erice (Sicily) has a closed umbilicus, and so, is totally different from the ammonites studied here.

Morphoceratids from the Middle and Upper Bathonian are much younger than the *Berbericeras* species described here. So far no morphoceratids have been recorded at all from the Progracilis Zone up to the Subcontractus Zone of the Middle Bathonian and this explains why Mangold (1997) considered the late morphoceratids to be "Lazarus taxa".

?"*Dimorphinites*" *nodifer* Wendt and an "unnamed genus and species" described by Galácz (1995, pl. 19, figs. 12–13 & pl. 19, figs. 14–17) from the Upper Bathonian of the Vértes Mountains (Hungary) are difficult to interpret on the basis of the figures and descriptions only. The first is a minute fragment. The latter exhibits a more circular cross section than the new species of *Berbericeras* described here. *B. stokense* n. sp. differs by its ventral interruption of the ribbing.

Morphoceras gignouxi described by Guillaume (1927) from the Middle Bathonian of Normandy has lappets and must be a microconch species. In comparison with *B. udalli* n. sp. and *B. stokense* n. sp. the ventrally interrupted ribbing resembles an *Ebrayiceras*, with its ribbing style, stronger, sharper and somewhat more widely spaced. The same characters occur in the specimens recorded by Galácz (1995, pl. 19, fig. 20–23) as "*Morphoceras*" *gignouxi* from the Upper Bathonian of Hungary. Galácz (1995) mentioned further unpublished finds of this taxon from the Upper Bathonian of Sicily.

According to Mangold (1997), "*Cadomites*" *compressus* originally described by de Grossouvre (1930) is rather common in the Morrisi Zone of the French Jurassic. The most significant morphological differences to both of the newly described species are found in the absence of constrictions and the occurrence of nodes at the primaries in *Berbericeras*? *compressum* (de Grossouvre).

A specimen from Romania figured by Patrulius (1996, pl. 5, fig. 7) as "*Berbericeras sekikense*" (probably from the Upper Bathonian) was placed in *Berbericeras patrulii* by Géczy & Galácz (1998). The holotype of the latter species comes from the Upper Bathonian of Villány (southern Hungary). Hardly any misidentification seems possible in *B. patrulii*, like in the (falsely?) assumed corresponding microconch *Berbericeras* (*Microberbericeras*) *kopeki* Géczy & Galácz.

Measurements:

	d	h	u	w
Holotype	32	10	14	8
Paratype	27	10	11	8

3. Discussion of the systematic position of *Berbericeras* within the Morphoceratidae

The systematic position of the genus *Berbericeras* within morphoceratids must be based on an analysis of the phylogeny of this ammonite family (see Mangold 1997).

Our current knowledge suggests that all Bathonian morphoceratids derive from the dimorphic pair *Dimorphinites* Buckman [M] / *Vigoriceras* Rioult [m] from the Parkinsoni Zone (Truellei, or Parkinsoni Subzone, respectively). The macroconch *Dimorphinites* exhibits a closed umbilicus and an evolute body chamber. The fine ribbing is not interrupted on the venter and bears several constrictions per whorl. The peristome is simple. Its microconch partner *Vigoriceras* differs by its much smaller adult size, and the presence of lappets, which almost close the peristome when completely preserved. An involute coiling stage is totally missing.

From the Lower Bathonian onwards, a diversification of the rather uniform phyletic line of the Morphoceratidae took place (Fig. 3):

In the early Bathonian one branch of the morphoceratids comprising *Pseudodimorphinites* Seyed-Emami, 1989 [M] / group of *Polysphinctites polysphinctus* Buckman [m] evolves to *Asphinctites* Buckman [M] / group of *Polysphinctites secundus* Wetzel [m]. There is a tendency towards an increase in umbilical width in the macroconchs. The youngest, hitherto, known species *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) exhibits an almost regular coiling. Only the body chamber is eccentric. The microconch *Polysphinctites* are much more conservative in morphology and always display evolute coiling. In both dimorphs of this clade, the constrictions become weaker during phylogeny. In *A. tenuiplicatus* and *P. secundus* from the Tenuiplicatus Subzone, the constrictions have almost completely disappeared and the ribs cross the venter regularly without an interruption.

The most significant changes occur in the bifurcating group of *Morphoceras* Douvillé [M] / *Ebrayiceras* Buckman [m] (for details see Mangold 1997). Macroconch *Morphoceras* are characterized by evolute inner whorls followed by an involute coiling stage and an adult evolute stage. The primaries are thickened in a characteristic way. These node-like thickenings occur at the umbilical seam and are also present in the corresponding microconch *Ebrayiceras*, which bears large lappets. In *Ebrayiceras*, the ribbing becomes more pronounced. In both dimorphs a ventral interruption of the ribbing occurs as a plesiomorphic character. It seems that the latter character appears rather suddenly because transitional forms between *Vigoriceras* [m] and *Ebrayiceras* [m] are unknown so far.

When trying to add the taxa *B. sekikense*, *B. udalli* n. sp., and *B. stokense* n. sp. into a phyletic tree of morphoceratids, it is found that there is a mixture of characters, which are normally separated. The macroconchs only reach a diameter of about 30 mm, which is normally characteristic of microconch morphoceratids (*Vigoriceras*, *Ebrayiceras*, and *Polysphinctites*) and the coiling resembles that of microconchs. The involute coiling stage typical of *Morphoceras*, *Dimorphinites*, and *Pseudodimorphinites* is missing. In contrast, the coiling is always evolute; only towards the end of the body chamber it is slightly eccentric. Constrictions are always present, whereas the crossing of the venter by the ribs seems to represent a rather inconsistent and thus insignificant character in this morphoceratid group. This is demonstrated in the descriptions of *B. udalli* n. sp., *B. stokense* n. sp., and *B. sekikense* presented here.

In terms of the ventral aspects of the shell, the new species introduced here could be placed either in *Morphoceras* or in the *Pseudodimorphinites*/*Asphinctites* group. However, other characters like the absence of the involute coiling stage and the dwarfism seem more important for their systematic classification. Hence, we interpret the genus *Berbericeras* as a separate group of extremely small morphoceratids, with their own combination of characters that evolved in the early Bathonian. If an

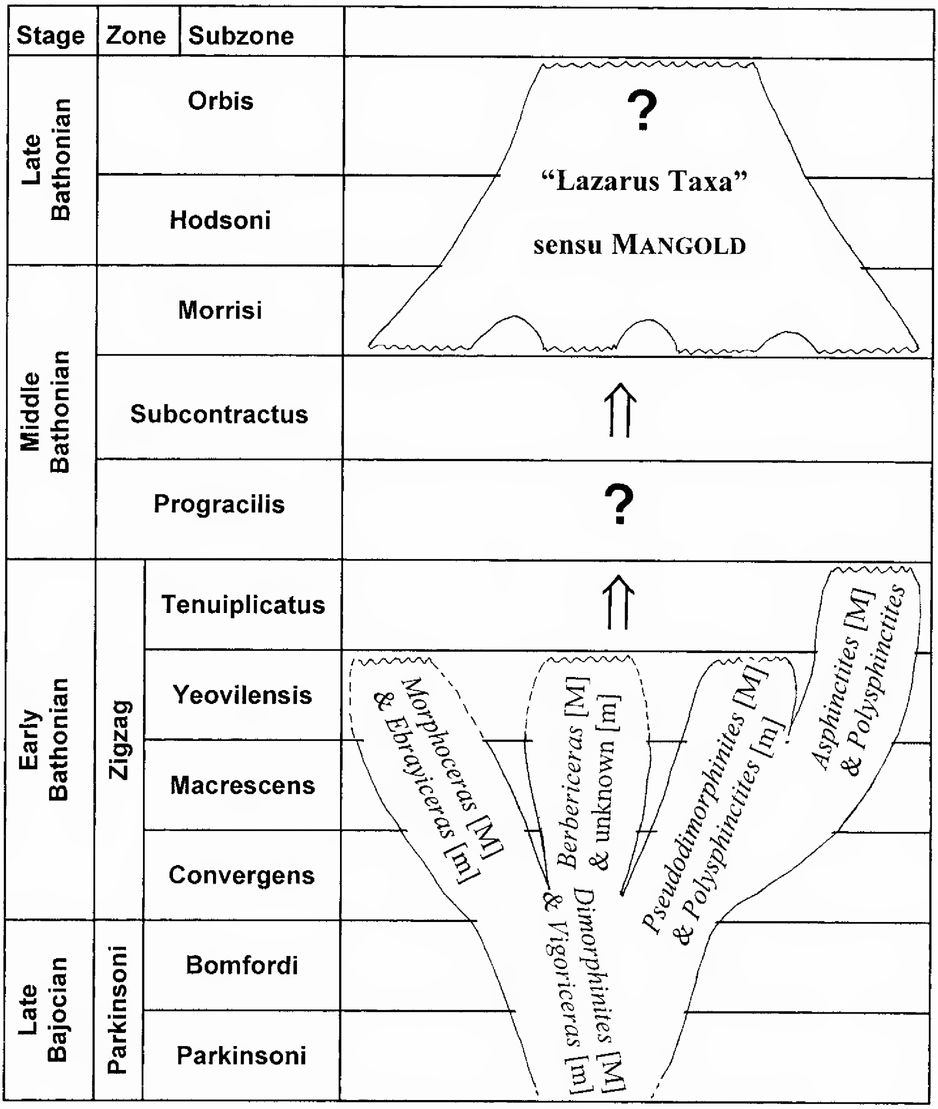

Stage
Zone
Subzone
Late Bathonian
Orbis
Hodsoni
Middle Bathonian
Morrisi
Subcontractus
Progracilis
Early Bathonian
Zigzag
Tenuiplicatus
Yeovilensis
Macrescens
Convergens
Late Bajocian
Parkinsoni
Bomfordi
Parkinsoni
?
"Lazarus Taxa"
sensu MANGOLD
⇑
?
⇑
Morphoceras [M] & Ebrayiceras [m]
Berbericeras [M] & unknown [m]
Dimorphinites [M] & Vigoriceras [m]
Pseudodimorphinites [M] & Polysphinctites [m]
Asphinctites [M] & Polysphinctites

Fig. 3. Phylogeny and dimorphism of morphoceratids in the Late Bajocian and Bathonian, modified after MANGOLD (1997).

early Bathonian age is correct for "*Dimorphinites*" *nodifer* WENDT, it could also be allocated to this *Berbericeras* group, because it is not only small, but shares characters of *Ebrayiceras*, *Pseudodimorphinites* and *Asphinctites*. Also, in the genus *Pseudodimorphinites* the ventral ribbing is partly interrupted, as in *Pseudodimorphinites replictum* (BUCKMAN) and *Pseudodimorphinites*? *ebrayoides* (ARKELL) (see figures in BUCKMAN 1922 and ARKELL 1955). This phenomenon was noticed in unpublished material from the Zigzag Bed of Waddon Hill and from the Ipf area in southern Germany in the collection of one of the authors (V. D.). A further taxonomic subdivision of these ammonites in respect of their differences of the ventral characters on a generic or subgeneric level seems arbitrary and is not supported by us.

In searching for the roots of *Berbericeras*, we focus on *Dimorphinites dimorphus* (D'ORBIGNY) [M] (together with its assumed microconch partner *Vigoriceras defrancii* (D'ORBIGNY) [m]) and especially on *Dimorphinites centriglobus* RIOULT [M]. Apart from the closed umbilicus and the globose cross section, *Berbericeras* may well have evolved from the latter form. We cannot accept the corresponding dimorph of this species to be *Oecoptychius grossouvrei* (BRASIL), as RIOULT (1994) suggested. *O. grossouvrei* is a strigoceratid, the microconch partner of *Phlycticeras buckmani* (BRASIL), as demonstrated by SCHWEIGERT & DIETZE (1998).

4. References

ARKELL, W. J. (1951–1959): A monograph of English Bathonian ammonites. – Monogr. palaeont. Soc., **104–112**, VIII+264 pp., 33 pls., 83 figs.; London.

– (1956): Jurassic Geology of the World. XV + 805 pp., 46 pls.; Edinburgh & London (Oliver & Boyd).

– (1957): Cephalopoda, Ammonoidea. – *In*: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4: 80–490, 558 figs.; Lawrence/Kansas (University Press).

BUCKMAN, S. S. (1909–1930): Yorkshire Type Ammonites and Type Ammonites, 7 vols., 790 pls.; London (Wesley).

DIETZE, V. & CHANDLER, R. B. (1998): New ammonites from the Zigzag Bed of Dorset. – Proc. Dorset nat. Hist. archaeol. Soc., **119**(1997): 109–116, 2 pls., 1 fig.; Dorset.

GALÁCZ, A. (1995): Revision of the Middle Jurassic ammonite fauna from Csóka-hegy, Vértes Hills (Transdanubian Hungary). – Hantkeniana, **1**: 119–125, 2 pls., 1 fig.; Budapest.

– (1999): A Lower Bathonian ammonite fauna from Erice (Western Sicily). – Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Geol., **32**: 149–168, 2 pls., 3 figs.; Budapest.

GÉCZY, B. & GALÁCZ, A. (1998): Bathonian ammonites from the classic Middle Jurassic locality of Villány, South Hungary. – Rev. Paléobiol., **17/2**: 479–511, 3 pls., 9 figs.; Genève.

GROSSOUVRE, A. DE (1930): Notes sur le Bathonien moyen. – Centenaire Soc. géol. France, Livre jubilaire 1830–1930, **2**: 361–388, 2 pls., 3 figs.; Paris.

GUILLAUME, L. (1927): Trois fossiles nouveaux du Bathonien moyen de Normandie. – Bull. Soc. géol. France, Ser. **4/17**: 217–219, 3 figs.; Paris.

HAHN, W. (1970): Die Parkinsoniidae S. BUCKMAN und Morphoceratidae HYATT (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **12**: 7–62, 8 pls., 8 figs.; Freiburg.

HUXTABLE, J. (1998): New Dorset Record of the Zigzag Zone (Lower Bathonian Stage; Middle Jurassic). – Proc. Dorset nat. Hist. archaeol. Soc., **119** (1997): 129–133, 4 figs.; Dorset.

MANGOLD, C. (1997): Tendances évolutives chez les Morphocératidés (Périsphinctacés, Ammonitina). – Cah. Univ. Cath. Lyon, **10**: 93–101, 1 fig.; Lyon.

PARSONS, C. F. (1975): The stratigraphy of the Stony Head cutting. – Proc. Dorset nat. Hist. archaeol. Soc., **96** (1974): 8–13, 2 figs.; Dorset.

PATRULIUS, D. (1996): Ammonites hétéromorphes et autres Parkinsoniidés du Bathonien – Callovien inférieur de Vadu Crişului (Monts Apuseni – Roumanie). – Mem. Inst. Geol. Rom., **36**: 13–19, 5 pls.; Bukarest.

RIOULT, M. (1994): *Dimorphinites centriglobus*. – *In*: FISCHER, J. C. (ed.): Révision critique de la Paléontologie française d'ALCIDE D'ORBIGNY. **1**. Céphalopodes jurassique. p. 131, pl. 50; Paris, Milan & Barcelona (Masson).

ROMAN, F. (1933): Note sur le Bathonien inférieur du Djebel-es-Sekika près Nemours (Départ. d'Oran). – Bull. Soc. géol. France, 5. Sér., **3**: 59–73, 1 pl., 4 figs.; Paris.

– (1938): Les ammonites jurassiques et crétacées. Essai de génera. 554 pp., 53 pls., 496 figs.; Paris (Masson).

SEYED-EMAMI, K., SCHAIRER, G., AGHANABATI, S. A. & FAZL, M. (1991): Ammoniten aus dem Bathon der Gegend von Tabas-Nayband (Zentraliran). – Münchner geowiss. Abh., A, **19**: 56–100, 8 pls., 3 figs., 2 tables; München.

SCHWEIGERT, G. & DIETZE, V. (1998): Revision der dimorphen Ammonitengattungen *Phlycticeras* HYATT – *Oecoptychius* NEUMAYR (Strigoceratidae, Mitteljura). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **269**: 1–59, 10 pls., 2 figs.; Stuttgart.

STURANI, C. (1967): Ammonites and stratigraphy of the Bathonian in the Digne – Barrême area (South-Eastern France, Dept. Basses-Alpes). – Boll. Soc. paleont. Ital., **5**: 3–57, 24 pls., 4 figs.; Modena.

TORRENS, H. S. (ed.) (1969): International Field Symposium on the British Jurassic. Excursion No.1 Guide for Dorset and south Somerset. A1-A71; University of Keele.

– (1971): New names for two microconch ammonite genera from the Middle Bathonian (Jurassic) of Europe and their macroconch counterparts. – Boll. Soc. paleont. Ital., **9**: 136–148, 1 pl.; Modena.

– (1987): Ammonites and stratigraphy of the Bathonian rocks in the Digne – Barrême area (South-Eastern France, Dept. Alpes de Haute Provence). – Boll. Soc. paleont. Ital., **26**: 93–108, 9 pls., 2 figs.; Modena.

WENDT, J. (1963): Stratigraphisch-paläontologische Untersuchungen im Dogger Westsiziliens. – Boll. Soc. paleont. Ital., **2**: 57–145, 19 pls., 4 figs.; Modena.

Addresses of the authors:

Volker Dietze, Benzstr. 9, D – 73469 Riesbürg, Germany.
E-mail: v.dietze@t-online.de

Charles Mangold, URF Sci. Terre, bât. Géode, 2, rue R. Dubois, Univ. Claude Bernard, 27 bd. du 11 novembre, 69622 Villeurbanne, France.

Robert B. Chandler, Shirley High School, Shirley Church Road, Croydon, Surrey CR0 5EF, UK.
E-mail: aalenian@aol.com

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 325	11 pp., 5 figs	Stuttgart, 31. 12. 2002

An interesting new fossil dragonfly (Anisoptera: Libellulidae: “Brachydiplacini”) from the Miocene of Germany, with a discussion on the phylogeny of Tetrathemistinae and a fossil list for the locality Heggbach

By Günter Bechly and Volker J. Sach, Stuttgart

With 5 Figures

Summary

A new dragonfly species, *Parabrachydiplax miocenica* n. gen. n. sp. (Anisoptera: Libellulidae), is described from the early Middle Miocene of Heggbach in southern Germany. The holotype was collected by the priest J. Probst in 1865 and represents the earliest record of fossil insect remains from the Upper Freshwater Molasse of Baden-Württemberg. The phylogenetic position of this new genus and species is discussed. It is a very primitive Libellulidae of the subfamily Tetrathemistinae, and can be attributed within the latter taxon to a basal grade within the clearly paraphyletic tribus “Brachydiplacini”. The accompanying fauna and flora of *Parabrachydiplax miocenica* n. gen. n. sp. is presented, based on a newly revised fossil list for the locality Heggbach.

Zusammenfassung

Eine neue Libellenart, *Parabrachydiplax miocenica* n. gen. n. sp. (Anisoptera: Libellulidae), wird aus dem unteren Mittel-Miozän von Heggbach in Süddeutschland beschrieben. Der Holotypus wurde schon 1865 von dem Pfarrer J. Probst gesammelt. Er stellt den ältesten Nachweis von fossilen Insektenresten für die Obere Süßwassermolasse von Baden-Württemberg dar. Die phylogenetische Stellung dieser neuen Gattung und Art wird diskutiert. Es handelt sich um eine sehr ursprüngliche Form der Segellibellen (Libellulidae) aus der Unterfamilie Tetrathemistinae, wo sie in den basalen Bereich des zweifelsfrei paraphyletischen Tribus „Brachydiplacini“ eingeordnet werden kann. Die Begleitfauna und -flora von *Parabrachydiplax miocenica* n. gen. n. sp. wird aufgezeigt anhand einer neu überarbeiteten Fossilliste der Fundstelle Heggbach.

1. Introduction

Today the dragonfly family Libellulidae ranks among the most diverse and widespread subgroups of dragonflies. Surprisingly, there are only few Tertiary dragonfly species described that can be attributed to crowngroup Libellulidae. Carpenter (1992), Nel & Paicheler (1993) and Nel et al. (1997) reviewed all known taxa of fossil Libellulidae, and Bechly (1998) discussed the position of the Mesozoic representatives of the libelluloid clade which do not include any crowngroup representatives at all. We here describe a new genus and species of dragonfly from the Miocene of Germany that represents the first fossil record of the primitive libellulid tribe “Brachydiplacini” and the earliest record of fossil insect remains from the Upper Freshwater Molasse in Baden-Württemberg.

2. The fossil locality Heggbach

Former sand- and marlpit at the Buchhaldenberg near the Heggbach mill, about 1 km southwest of the monastery of Heggbach (District of Biberach a. d. Riss, Baden-Württemberg, SW-Germany). Topographic map 1:25000, sheet 7825 Schwendi. – Gauss-Krüger coordinates: $R = {}^{35}65850$, $H = {}^{53}34500$.

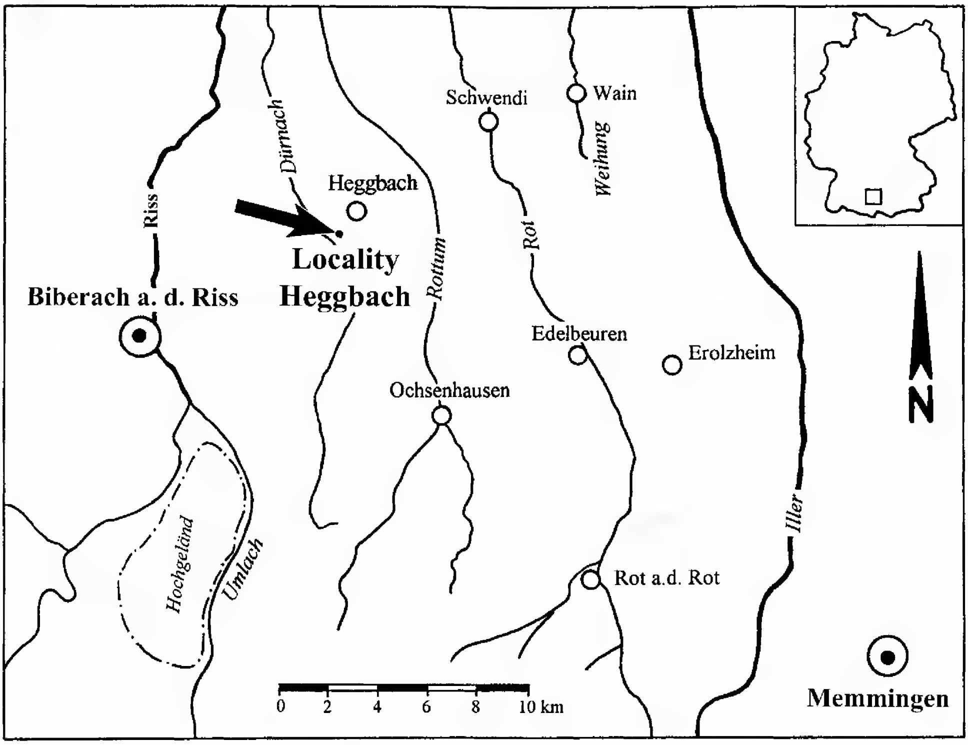

Schwendi
Wain
Dürnach
Weihung
Heggbach
Riss
Locality Heggbach
Rottum
Rot
Biberach a. d. Riss
Edelbeuren
Erolzheim
Ochsenhausen
N
Iller
Hochgeländ
Umlach
Rot a.d. Rot
0 2 4 6 8 10 km
Memmingen

Fig. 1. Geographic map of the fossil locality Heggbach (SW-Germany)

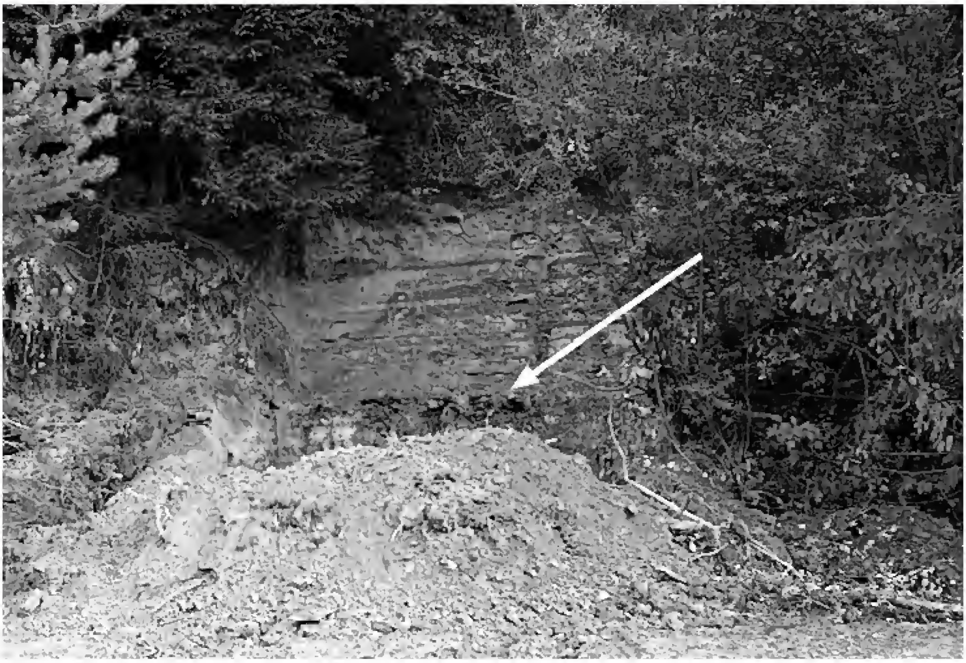


Fig. 2. During the construction of a highway in 1973 the fossiliferous sediments of Heggbach were again exposed. At the base of the dark-coloured coaly horizon, indicated by the arrow, J. PROBST discovered the holotype of *Parabrachydiplax miocenica* n. gen. n. sp. (photo: G. LICHTER, Biberach a. d. Riss).

Lithology:	Argillaceous marl (plant-bearing bed) and layer of coarse-grained reworked rock fragments (vertebrate-bearing layer)
Topogr. altitude:	~ 545–548 m altitude above sea level
Lithostratigraphy:	Upper Freshwater Molasse (OSM), pre-Riesian
Age:	Early Middle Miocene; mammal unit MN 5 (Orleanian)
Literature:	PROBST (1866, 1868, 1883, 1888); LICHTER & LISKE (1974); GREGOR (1982, 1984); ZÖBELEIN (1983); SACH (1999)

The fossil material is deposited at the Braith-Mali-Museum in Biberach a. d. Riss and the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Germany.

In the former sand- and marlpit near Heggbach the priest Dr. J. PROBST (1823–1905) from the area of Biberach discovered fossiliferous layers of the Upper Freshwater Molasse. From the year 1857 onwards he could at first only discover fossil vertebrate remains from an irregular (lenticulated) layer of reworked rock fragments ("Knauerschicht"), mainly bones and teeth of large mammals as well as isolated carapax plates of turtles. Later, in the year 1865, a plant-bearing bed was discovered 2–3 meters below the vertebrate-bearing layer. In the argillaceous marl of this bed PROBST discovered several thousand fossil plant remains (impressions of leaves, fructifications, and seeds). In lesser amount gastropod shells, fish remains and impressions of insects have been found, including the here described dragonfly wing. Some further insect remains from the same locality are still present in the collection PROBST, viz. some Coleoptera elytrae and a fragment of insect mouth parts (resembling the mask of a large dragonfly larva).

List of known fossil taxa from Heggbach

Plantae*:
Limnocarpus eseri Gregor
Gleditsia knorrii Gregor
Alnus kefersteinii Unger
Alnus julianaeformis Kvacek & Holy
Populus mutabilis Heer
Populus balsamoides Goeppert
Populus sp.
Ulmus braunii Heer
Zelkova ungeri (Ettingshausen) Kov.
Sapindus falcifolius (A. Braun)
Berchemia sp.
Daphnogene polymorpha Ettingshausen
Daphnogene sp. (type "*lanceolata*" Heer)
cf. *Taxus* sp.
div. gen. et sp. (u.a. *Carex*, *Phragmites*, *Equisetum*, *Betula*, *Acer*, *Celtis*; s. Probst 1879)

Gastropoda:
Coretus cf. *cornu* (Brongniart)
Lymnaea dilatata Noulet
Brotia escheri (Brongniart)
Cepaea silvana (Klein)
Tropidomphalus aff. *zellii* (Kurr)

Bivalvia:
Unio sp.

Insecta:
Parabrachydiplax miocenica nov. gen. et sp.
Coleoptera div. indet.
Mouthparts of an unknown insect (mask of dragonfly larva?)

Actinopterygii:
Teleostei div. indet.

Lepidosauria – Squamata:
Ophisaurus sp.; s. Probst (1879: 261)

Chelonia:
Trionyx sp.
Ocadia sp.
Testudo sp.
Geochelone sp.
Crocodylia:
Diplocynodon sp. **

Aves:
indet.; bone remains

Mammalia:
Steneofiber depereti Mayet
Prolagus oeningensis (König); s. Schlosser (1904: 487)
Amphicyon major Blainville
Amphicyonidae indet. (cf. *Cynelos* sp.)
Anchitherium aurelianense aurelianense Abusch-Sievert
Plesiaceratherium fahlbuschi (Heissig)
Prosantorhinus germanicus (Wang)
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer
Lagomeryx ruetimeyeri Thenius
Procervulus dichotomus (Gervais)
Cervidae indet. (size like *Euprox*/*Heteroprox* sp.)
Palaeomeryx kaupi H. v. Meyer
Dorcatherium naui Kaup
Gomphotherium angustidens (Cuvier)

*) Comment: For the plants, only the more recent determinations by Gregor (1982, 1984) and our own determinations are referred to. Numerous further plant taxa determined by O. Heer can be found in the publications of Probst (1868, 1879, 1883, 1884).

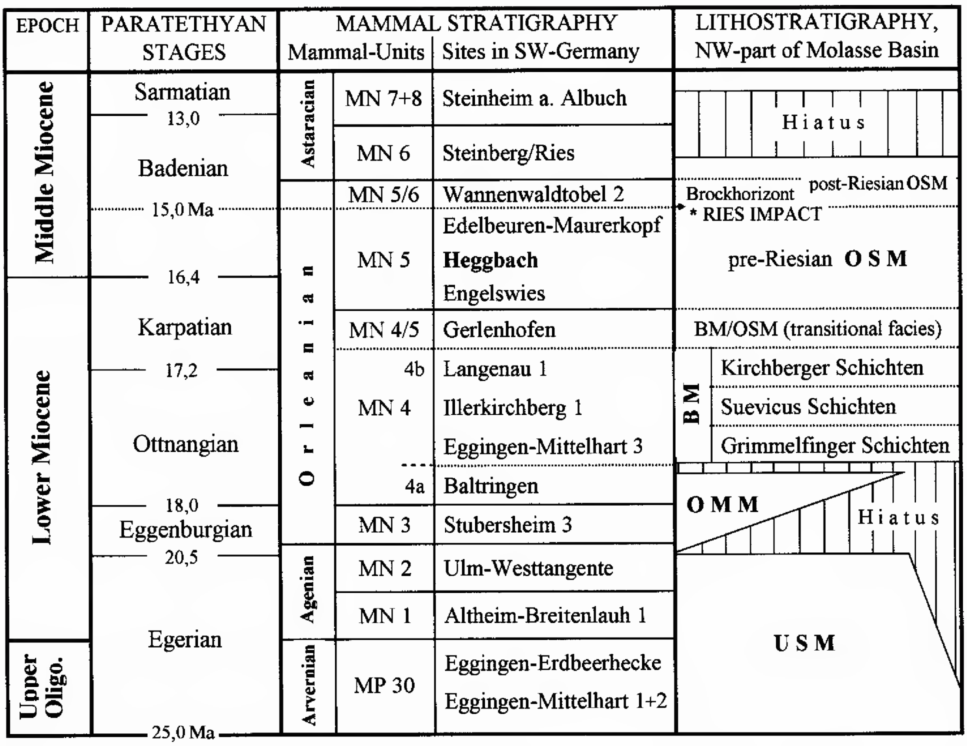
**) Comment: The crocodile genus *Diplocynodon* Pomel, 1847 should not be confused with the Upper Jurassic mammal-like "reptile" *Diplocynodon* Marsh, 1880 which is an invalid junior homonym and a senior synonym of *Docodon* Marsh, 1881. Because of the homonymy *Docodon* has to be considered as the next available valid genus name for this latter taxon.

The fossil locality Heggbach can be clearly attributed to the pre-Riesian part of the Upper Freshwater Molasse because of its topographic altitude and its geographical position relative to the outcrops of the "Brockhorizont" near Biberach (base at 603.5 m altitude above sea level) (Sach, 1997, 1999). Furthermore, in a supplement-volume of the Württembergische Jahrbücher (Höhenbestimmungen und Notizen für das Atlasblatt Laupheim; Regelmann et al., 1877: 96, 102) altitude data are provided for the occurrence of the "Albstein" (boundary horizon between the Upper Marine Molasse and the Upper Freshwater Molasse) northeast of Biberach: about

536 m altitude above sea level at Walpertshofen and about 543 m altitude above sea level at Heggbach. Sediments of the Upper Marine Molasse, the so-called Baltringer Schichten (Baltringen Beds) are exposed in the vicinity of the "Albstein" outcrops. Consequently, the base of the Upper Freshwater Molasse must be situated in a short vertical distance below the locality Heggbach.

The co-occurrence of the cervoids *Lagomeryx ruetimeyeri* and *Procervulus dichotomus* as well as the rhinocerotids *Plesiaceratherium fahlbuschi* and *Prosantorhinus germanicus* strongly suggests an attribution of the Heggbach beds to the unit MN 5 of mammal biostratigraphy. This is consistent with the relatively low evolutionary level of the proboscidian *Gomphotherium angustidens*.

Today the outcrops of the fossil-bearing outcrops of Heggbach are filled up and overgrown. More recently the fossiliferous layers were again exposed during the construction of a new highway (see Fig. 2) in 1973, where further fossil plants and gastropods could be collected (LICHTER & LISKE, 1974).



EPOCH	PARATETHYAN STAGES	MAMMAL STRATIGRAPHY Mammal-Units		Sites in SW-Germany	LITHOSTRATIGRAPHY, NW-part of Molasse Basin
Middle Miocene	Sarmatian	Astaracian	MN 7+8	Steinheim a. Albuch	Hiatus
	13,0 Badenian		MN 6	Steinberg/Ries	
	15,0 Ma		MN 5/6	Wannenwaldtobel 2	Brockhorizont post-Riesian OSM * RIES IMPACT
		Orleanian	MN 5	Edelbeuren-Maurerkopf **Heggbach** Engelswies	pre-Riesian O S M
Lower Miocene	16,4 Karpatian		MN 4/5	Gerlenhofen	BM/OSM (transitional facies)
	17,2 Ottnangian		MN 4 4b	Langenau 1	BM Kirchberger Schichten
				Illerkirchberg 1	Suevicus Schichten
				Eggingen-Mittelhart 3	Grimmelfinger Schichten
			4a	Baltringen	O M M Hiatus
	18,0 Eggenburgian		MN 3	Stubersheim 3	
	20,5 Egerian	Agenian	MN 2	Ulm-Westtangente	U S M
			MN 1	Altheim-Breitenlauh 1	
Upper Oligo.	25,0 Ma	Arvernian	MP 30	Eggingen-Erdbeerhecke Eggingen-Mittelhart 1+2	

Fig. 3. Stratigraphic correlation of the Paratethyan Stages and the Mammal Units with the lithostratigraphic succession at the northwestern part of the Molasse Basin (SW-Germany) including the locality Heggbach. USM = Lower Freshwater Molasse; OMM = Upper Marine Molasse; BM = Brackish Water Molasse; OSM = Upper Freshwater Molasse. The "Albstein" is not shown in this figure, but is a thin terrestrial equivalent of the Brackish Water Molasse.

3. Methods

The drawing was made with a camera lucida on a Wild M5 binocular microscope, and the photo was made by directly scanning the fossil with a flatbed scanner. The nomenclature of the dragonfly wing venation is based on the interpretations of RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984), amended by NEL et al. (1993) and BECHLY (1996).

4. Systematic Palaeontology

Class Insecta LINNAEUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Odonata FABRICIUS, 1793
Suborder Anisoptera SELYS in SELYS & HAGEN, 1854
Cavilabiata BECHLY, 1996
Family Libellulidae LEACH, 1815
Subfamily Tetrathemistinae TILLYARD, 1917
Tribus "Brachydiplacini" TILLYARD, 1917

Genus *Parabrachydiplax* n. gen.

Type species: *Parabrachydiplax miocenica* n. sp., by present designation.
Derivation of name: Named after the similarity with the extant genus *Brachydiplax*.
Diagnosis. – Same as type species since monotypic.

Parabrachydiplax miocenica n. sp.

Figs 3–4

Holotype: Specimen no. P569 at the Braith-Mali-Museum in Biberach a. d. Riss, Germany. It is a plate and counterplate of an isolated fragment of a wing and the only known specimen of this new genus and species.
Type locality: Former sand- and marlpit at Heggbach, district of Biberach a. d. Riss, Baden-Württemberg, SW-Germany.
Type horizon: Early Middle Miocene, Upper Freshwater Molasse (OSM), mammal unit MN 5
Derivation of name: Named after the Miocene age of this fossil.

Diagnosis. – This new libellulid species can be distinguished by the following combination of characters: Most distal antenodal of the first row incomplete and oblique; antenodals mostly aligned, primary antenodals not distinguishable; 6 postnodal and 3 postsubnodal crossveins; long "libellulid gap"; two crossveins beneath pterostigma, including the slightly displaced stigmal brace vein; pseudo-IR1 originates beneath basal third of pterostigma; basal unicellular area between RP1 and RP2 only 4 cells long; third crossvein between RP1 and RP2 distinctly oblique ("libellulid oblique vein"); apical supplement sector present between RP1 and RP2; Rspl straight and parallel to IR2, ending on the posterior wing margin; only one row of cells between Rspl and IR2.

Description

An isolated fragment of the costal area and the distal half of a dragonfly forewing of unknown sex. The wing venation is very well-preserved, but the wing base with important characters such as arculus and triangle is missing.

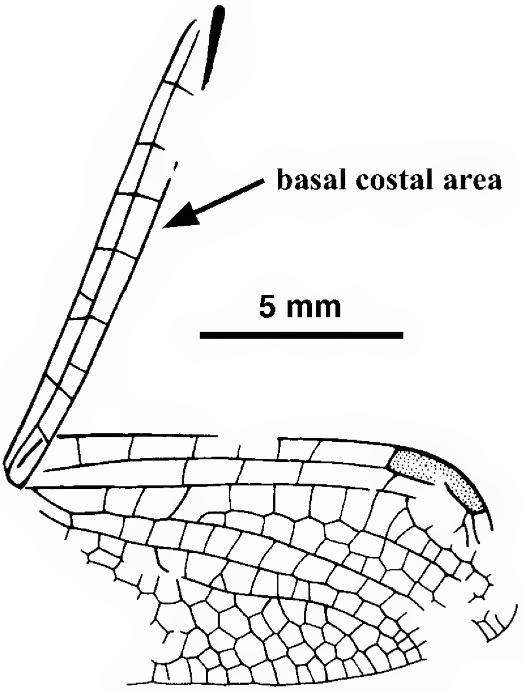


Fig. 4. *Parabrachydiplax miocenica* n. gen. n. sp., holotype P569, forewing (the costal area basal of the nodus is displaced upwards). Scale 5 mm.

Wing: Length of wing 25.4 mm; width of distal half of wing 6.3 mm; distance between wing base and nodus 13.1 mm; distance between nodus and pterostigma 9.2 mm. Position of nodus at 52 % of wing length, thus it must be a forewing. Pterostigma 2.7 mm long and max. 0.8 mm wide; there are two postsubnodal crossveins beneath the pterostigma, the basal one being an oblique stigmal brace vein that is shifted 0.4 mm distal of the anterior side of the pterostigma. 8 antenodal crossveins between C and ScP and 7 between ScP and RA; 6 of the antenodals are well-aligned; the most distal antenodal in the first row is incomplete; the primary antenodals Ax1 and Ax2 are not distinguishable from the secondaries. 6 postnodal crossveins between nodus and pterostigma, not aligned with the 3 corresponding postsubnodal crossveins basal of the pterostigma. There is a distinct and long gap of postsubnodal crossveins ("libellulid gap") directly distal of the subnodus. Base of RP2 probably aligned with subnodus. One oblique vein 'O', one cell and 1.2 mm distal of the subnodus (estimated by the origin of RP2). A strong Rspl which is straight and parallel to IR2 and reaches the posterior wing margin; only one row of cells between IR2 and Rspl; Rspl originates 3.5 mm distal of the origin of RP2; several convex secondary longitudinal veins originate on Rspl and reach the posterior wing margin. IR2 and RP2 are parallel and straight with only a single row of cells in-between. RP1 and RP2 are strongly divergent , so that basal unicellular area in-between is only 4 cells long; the third crossvein between RP1 and RP2 is distinctly oblique and most probably represents a "libellulid oblique vein" that is shifted one cell distad in the course of beginning reduction (as in the related extant libellulid

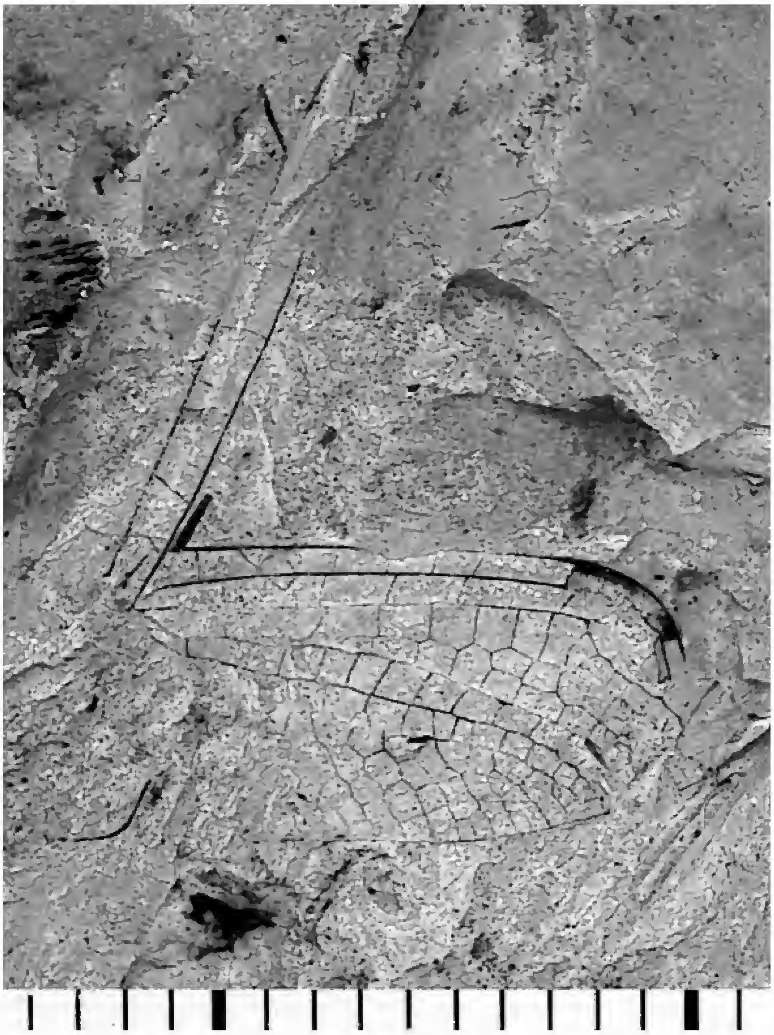


Fig. 5. *Parabrachydiplax miocenica* n. gen. n. sp., holotype P569, wing. Scale as indicated by the ruler.

genus *Thermochoria*). A pseudo-IR1 originates on RP1 beneath the basal third of the pterostigma. A convex apical supplement sector is present but relatively weakly developed. Three rows of cells between pseudo-IR1 and RP2.

5. Phylogenetic considerations

Within Anisoptera *Parabrachydiplax* n. gen. shares several synapomorphies with the taxa Cristotibiata (pterostigmata not parallel-sided, distal side more oblique than basal side, and rather stout with length less than 8 times width), Brachystigmata (wings with relatively short pterostigmata that cover only 1–3 complete cells), Paneurypalpidomorpha (lestine oblique vein only 1–2 cells distad of the subnodus in both pairs of wings), Eurypalpidiformia (pterostigma further shortened, only 1–2 cells long), Paneurypalpida (basal part of postsubnodal area free of crossveins, "libellulid gap"), Eurypalpida (pterostigmal brace vein shifted distally beneath the pterostigma; area between RP2 and IR2 not distinctly widened distally), Neolamellida (nearly all antenodal crossveins are aligned; the two primary antenodal brackets Ax1 and Ax2 are at least somewhat less distinct), Mediocostida (presence of an distinct Rspl that is more or less parallel to IR2 in the groundplan) and Libellulida (presence of a putative vestige of the "libellulid oblique vein"; the area between RA and RP1 stays only unicellular for 2–5 cells, because RA and RP1 are distinctly diverging).

It can be excluded from crowngroup Corduliidae s.str. because of the plesiomorphic presence of two crossveins beneath the pterostigma, compared to only one crossvein (displaced stigmal brace) in Corduliidae sensu Bechly (1996). It also lacks the autapomorphies of crowngroup Urothemistidae (= Macrodiplacidae), but shares some synapomorphies with Libellulidae (= Eulibellulida sensu Bechly, 1996) (the two primary antenodal brackets Ax1 and Ax2 are indistinguishable from the secondaries; a concave apical supplement sector developed between RP1 and RP2; vein pseudo-IR1 originates beneath the basal part of the pterostigma; the most distal antenodal between costal margin and ScP is developed as an antenodal oblique vein, while the corresponding antenodal between ScP and RA is secondarily absent).

It does not share any visible synapomorphies with one of the libellulid subfamilies, except for Tetrathemistinae sensu Bechly (1996). With the latter subfamily this new fossil taxon shares a Rspl that is secondarily more or less parallel to IR2, and a more or less reduced "libellulid oblique vein". The fact that Urothemistidae show the derived condition (curved Rspl that ends on IR2, very distinct "libellulid oblique vein") clearly demonstrates that these character states are shared apomorphic reversals and not shared plesiomorphies.

Within Tetrathemistinae the new taxon falls into the paraphyletic tribe "Brachydiplacini". The latter group was originally classified as separate subfamily of Libellulidae, but Bechly (1996) classified the original subfamilies Brachydiplacinae and Tetrathemistinae as tribes within a monophyletic subfamily Tetrathemistinae sensu Bechly (1996). All Tetrathemistinae share a set of highly derived characters, such as the complete reduction of the "libellulid oblique vein", a Rspl that is secondarily straight and reaching the wing margin, a strange quadrangular discoidal triangle in the forewings or in both pairs of wings, and a strongly reduced cubito-anal area in the hindwings which can even imply the complete reduction of the anal loop in some derived genera (e.g. *Eothemis*, *Palaeothemis*, and *Risiophlebia*) that rather look like zygopteres.

In Brachydiplacini there are genera (e.g. *Anatya*, *Argyrothemis*, *Eleuthemis*, *Fylgia*, *Nannophya*, *Nannophyopsis*, *Nannothemis*, and *Nephepeltia*) that share at least some of these characters with Tetrathemistinae, while there are other genera (e.g. *Brachydiplax*, *Chalybeothemis*, *Edonis*, *Micrathyria*, *Hemistigma*, *Thermochoria*, and *Porpacithemis*) that are still closer to the groundplan of Libellulidae and exhibit the concerning plesiomorphic states (large cubito-anal area, triangular discoidal triangles, distinct "libellulid oblique vein"). This pattern of character distribution within "Brachydiplacini" clearly demonstrates that this tribe has to be regarded as highly paraphyletic assemblage, that represents a grade towards Tetrathemistini.

Within this grade *Parabrachydiplax* n. gen. most closely resembles more basal genera like *Brachydiplax* and *Thermochoria* (because of the retention of the "libellulid oblique vein"), but not the most basal genera like *Chalybeothemis*, *Hemistigma* and *Micrathyria* which still have a curved Rspl that ends on IR2 (groundplan character of Anauriculida = Hemicorduliidae, Urothemistidae and Libellulidae).

6. Acknowledgements

We are indepted to Mr F. BRUNECKER (Biberach), director of the Braith-Mali-Museum, for a loan of the fossil insect remains from Heggbach. We thank Mr G. LICHTER (Biberach) for supplying a photo of the outcrop in Heggbach. We are most grateful to Dr G. BLOOS (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

7. References

BECHLY, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. – Petalura, spec. vol. **2**: 1–402; Böblingen.

– (1998): *Juracordulia schiemenzi* gen. et. sp. nov. Eine neue Libelle aus den Solnhofener Plattenkalken (Insecta: Odonata: Anisoptera). – Archaeopteryx, **16**: 29–36; Munich.

CARPENTER, F. M. (1992): Superclass Hexapoda. – *In*: MOORE, R. C. & KAESLER, R. L. (eds.): Treatise on Invertebrate Paleontology. (R), Arthropoda 4, 3–4. – xxii + 655 pp.; Boulder (Geological Society of America) and Lawrence (University of Kansas).

GREGOR, H.-J. (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands – Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie. 278 pp., 34 figs, 16 pls, Anhang; Stuttgart (Enke).

– (1984): Die jungtertiäre Florenabfolge der westlichen Vorland-Molasse (Günzburg-Biberach a. d. Riß) und die paläofloristische Bestätigung der DEHM'schen Serien. – *In*: August-Wetzler-Gedenkband – Molasseforschung ‚84. – Heimatliche Schriftenreihe für den Landkreis Günzburg, Bd. 2: 79–86, 1 fig., 4 tabs; Günzburg (Histor. Ver. Günzburg).

LICHTER, G. & LISKE, T. (1974): Heggbach, eine vergessene Fundstelle der Oberen Süßwassermolasse. – Der Aufschluß, **25/6**: 308–312, 6 figs, 1 tab.; Heidelberg.

NEL, A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., PAICHELER, J.-C. & HENROTAY, M. (1993): Les "Anisozygoptera" fossiles. Phylogénie et classification. (Odonata). – Martinia, Numéro horssérie, **3**: 1–311; Bois-d'Arcy.

NEL, A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., PAPIER, F. & OUDARD, J. (1997): New Tertiary Odonata from France (Sieblosiidae, Lestidae, Coenagrionidae, Megapodagrionidae, Libellulidae). – Dtsch. ent. Z., **44/2**: 231–258; Berlin.

NEL, A. & PAICHELER, J.-C. (1993): Les Libellulidae fossiles. Un inventaire critique. – Ent. gallica, **4/4** : 166–190; Avon.

PROBST, J. (1866): Geognostische Skizze der Umgebung von Biberach . – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **22**: 45–60; Stuttgart.

– (1868): Tertiäre Pflanzen von Heggbach bei Biberach nebst Nachweis der Lagerungsverhältnisse. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **24**: 172–185; Stuttgart.

– (1879): Verzeichnis der Fauna und Flora der Molasse im Württembergischen Oberschwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **35**: 221–304, 2 pls; Stuttgart.

– (1883): Beschreibung der fossilen Pflanzenreste aus der Molasse von Heggbach OA. Biberach und einigen andern oberschwäbischen Localitäten. Erste Abtheilung: Dicotyledonen. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **39**: 166–242, 2 pls; Stuttgart.

– (1884): Beschreibung der fossilen Pflanzenreste aus der Molasse von Heggbach OA. Biberach und einigen andern Localitäten. Zweite Abtheilung: Monocotyledonen, Gymnospermen, Cryptogamen. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **40**: 65–95, 1 pl.; Stuttgart.

– (1888): Beschreibung einiger Lokalitäten in der Molasse von Oberschwaben. Vorträge. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **44**: 64–114; Stuttgart.

Regelmann, C. & Gross, H. (1877): Trigonometrische Höhenbestimmungen und Notizen über den Gebirgsbau für die Atlasblätter Ehingen, Laupheim und Riedlingen. – Württ. Jb. Statistik u. Landesk., Suppl.-Bd. (1877): 63–139; Stuttgart.

Riek, E. F. & Kukalová-Peck, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. – Can. J. Zool., **62**: 1150–1166; Ottawa.

Sach, V. J. (1997): Neue Vorkommen von Brockhorizonten in der Oberen Süßwassermolasse von Baden-Württemberg (Deutschland) – Zeugnisse der Rieskatastrophe im Mittelmiozän. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **205/3**: 323–337, 8 figs; Stuttgart.

– (1999): Litho- und biostratigraphische Untersuchungen in der Oberen Süßwassermolasse des Landkreises Biberach a. d. Riß (Oberschwaben). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **276**, 167 pp., 41 figs, 45 tabs, 15 pls; Stuttgart.

Schlosser, M. (1904): Notizen über einige Säugethierfaunen aus dem Miocän von Württemberg und Bayern. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., Beil.-Bd., **19**: 485–502, 1 pl.; Stuttgart.

Zöbelein, H. K. (1983): Die Vorlandmolasse bei Günzburg a. d. Donau und Heggbach bei Biberach a. d. Riß im Rahmen des süddeutschen Jungtertiärs. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 151–187, 2 tabs; München.

Addresses of the authors:

Dr G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly.smns@naturkundemuseum-bw.de

Dr V. J. Sach, In der Werre 23, D-70619 Stuttgart, Germany.
E-mail: vsach@gmx.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 326	43 pp., 8 pls., 7 figs., 1 tab.	Stuttgart, 31. 12. 2002

The *Volanoceras* lineage (Ammonoidea, Simoceratidae) – a tool for long-distance correlations in the Lower Tithonian

By Günter Schweigert, Stuttgart, Armin Scherzinger, Immendingen-Hattingen, and Horacio Parent, Rosario (Argentina)

With 8 plates, 7 figures and 1 table

Abstract

The allocation of the Tithonian ammonite species *Simoceras schwertschlageri* SCHNEID from the Neuburg Formation (Unterhausen Member) of southern Franconia to the genus *Volanoceras* GEYSSANT, 1985 is outlined. It represents a *Volanoceras* chronospecies of the Tethyan Fallauxi Standard Zone. Another species of this genus, *V. krantzense* CANTÚ CHAPA is rarely recorded from the uppermost Semiforme Zone, or its equivalents, respectively, of Argentina, Mexico, and from southern Spain. We interpret this taxon as a phyletic link between *Volanoceras aesinense* (MENEGHINI) from the lower part of the Semiforme Zone and *V. schwertschlageri* (SCHNEID) from the Fallauxi Zone. Closer relations also exist with the still younger *V. volanense* (OPPEL) from the Ponti Zone of the uppermost Lower Tithonian.

A lectotype is designated for *Ammonites perarmatiformis* SCHAUROTH, 1865 which is included in *Volanoceras* and represents the youngest chronospecies of this genus.

As a result, the simoceratid genus *Volanoceras* GEYSSANT is demonstrated not to be an iterative offshoot of *Simoceras* s. str. and thus cannot be treated as a junior synonym of *Simoceras*.

Zusammenfassung

Die aus der Neuburg-Formation (Unterhausen-Subformation) der südlichen Frankenalb beschriebene Ammonitenart *Simoceras schwertschlageri* SCHNEID wird zur Gattung *Volanoceras* GEYSSANT, 1985 gestellt und als Chronospezies dieser Gattung aus der Fallauxi-Zone aufgefaßt. Eine andere Art dieser Gattung, *V. krantzense* CANTÚ CHAPA, ist aus der späten Semiforme-Zone bzw. deren zeitlichen Äquivalenten von Argentinien, Mexiko und von Südspanien nachgewiesen. Wir sehen in ihr ein Bindeglied zwischen der älteren Form *V. aesinense* (MENEGHINI) aus der Semiforme-Zone und *V. schwertschlageri* (SCHNEID) aus der Fallauxi-Zone. Letztere besitzt deutlich engere Beziehungen zu der noch jüngeren Chronospezies *Volanoceras volanense* (OPPEL) aus der Ponti-Zone des höchsten Unter-Tithonium als zu *Volanoceras aesinense* (MENEGHINI).

Für *Ammonites perarmatiformis* SCHAUROTH, 1865 wird ein Lectotypus designiert. Die Art wird zu *Volanoceras* gestellt und repräsentiert die jüngste Chronospezies dieser Gattung.

Die Gattung *Volanoceras* GEYSSANT ist keine iterative Entwicklung aus *Simoceras* s. str., sondern ein davon unabhängiger Entwicklungszweig und kann folglich nicht als synonym angesehen werden.

Contents

1. Introduction 2
2. Palaeobiogeographic distribution of *Volanoceras* Geyssant, 1985 3
3. Systematics 6
   3.1. Taxonomic status of *Simoceras praecursor* Santantonio, 1986 7
   3.2. Records of *Volanoceras* from the Semiforme Zone 8
   3.3. Records of *Volanoceras* younger than Semiforme Zone 10
   3.4. Taxonomic status of *Ammonites perarmatiformis* Schauroth, 1865 15
4. Evolution of the *Volanoceras* lineage 17
5. Further records of simoceratids from Middle and South America 17
6. Remarks on the genus *Simoceras* Zittel, 1870 20
7. References 22

1. Introduction

In the Tithonian, strong faunal provincialism led to construction of several zonal schemes used in different areas which are not easy to correlate. For a good correlation it is necessary to investigate the ammonite successions in neighbouring areas in which faunal mixtures of two or more provinces are developed. This is evident in the Neuburg Formation of SW Germany, situated not far from the classical Tithonian outcrops of Solnhofen and Eichstätt, but younger in age. Hitherto, the Neuburg Formation and its ammonite fauna was the matter of many studies in which its age was estimated in comparison with data from the Tethyan Province in the South and the Subboreal Province in the East. A new approach already revealed that many of the perisphinctacean ammonites from the Neuburg Formation are more or less restricted to the Submediterranean Province, thus helping little in correlation. More useful are Tethyan immigrants, which provide a more reasonable correlation potential. This is implied by the citations of Neuburg ammonite taxa from many sections in Tethyan areas, e.g. southern Spain, northern Italy, and northern Africa. Already Barthel (1962), Barthel & Geyssant (1973), and Cecca (1988) focussed on the correlation with the Tethyan Province, but some conflicts soon became evident (see Jeletzky 1989) and still remain unsolved. In the present paper we focus on the ammonite genus *Volanoceras* Geyssant, 1985 of which only a single but significant specimen from the Neuburg section allows to make an important advance for the time scale of the Tithonian. There is no doubt that *Volanoceras* represents a simoceratid genus of Tethyan origin, but even the taxonomic status of this genus was explained by concurrent models (Geyssant 1985; Santantonio 1986; Cecca 2002, in press). As discussed below, we favour a linear chronocline of the genus *Volanoceras*, in which the taxon *V. schwertschlageri* from the Neuburg Formation represents an age-diagnostic species.

Herein, we only deal with the macroconchs of *Volanoceras*. Their corresponding microconchs, still unnamed, are small individuals reaching only a diameter of few centimeters, but recalling the larger ones both in coiling and sculpture (see Főzy 1988; Santantonio 1996). Unfortunately, it was not possible to include the material formerly studied by Santantonio (1986) in this revision because his collections are lost (pers. comm. F. Cecca, Marseille). Therefore, this study is mainly based on the syntypes of several *Volanoceras* species and additional material from southern

Spain which has been collected bed-by-bed by H. SEYFRIED and other colleagues of the University of Stuttgart. Further material comes from the collections of several other institutions.

Abbreviations

d	diameter of shell [mm]
h	height of last whorl [mm]
w	width of shell [mm]
u	width of umbilicus [mm]
n/2	number of ribs per half a whorl
BSPM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Germany
GPIBO	Goldfuss-Museum und Paläontologisches Institut der Universität Bonn, Germany
ICPB	Museo di Paleontologia, Universitá di Bologna, Italy
NMC	Naturkunde-Museum Coburg, Germany
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany

Acknowledgements

For providing access to rare literature we thank Dr Ana Bertha Villaseñor (Mexico) and Dr Eckhard Mönnig (Coburg). Dr Gerhard Schairer (Munich) encouraged our interest on the Neuburg Formation and its exciting ammonite fauna. Dr Carlo Sarti (Bologna), Dr Martin Sander (Bonn), Dr François Atrops (Lyon), Dr Alexander Liebau (Tübingen), Dr Eckhard Mönnig (Coburg), Dr Gerhard Schairer (Munich), Prof. Dr Arnold Zeiss (Erlangen), and Prof. Dr Andrzej Wierzbowski (Warsaw) provided access to material from collections and kindly loaned material, plaster casts or photographs for this investigation. Sergio Cocca (Museo Olsacher, Zapala) kindly gave access to the collections of the Museo Olsacher, Zapala, Argentina. We are especially indebted to Prof. Dr Fabrizio Cecca (Marseille, now Paris) for many valuable discussions. Dr G. Bloos (Stuttgart) and Prof. Dr J. H. Callomon (London) assisted in taxonomic questions.

2. Palaeobiogeographic distribution of *Volanoceras* GEYSSANT, 1985

Palaeobiogeographic overviews on the ammonite genus *Volanoceras* have already been given by CANTÚ CHAPA (1990) and especially by CECCA (1999). Herein, we

Argentina	Mexico	Cuba	Southern Spain	Algeria	Sicily	Greece	Apennins	Southern Alps	Hungary	Western Alps	SE France	Carpathians	Franconia	Chronospecies	Age
			■					■	■					*V. perarmatiforme*	PONTI
			■	■	■	■	■	■	■			■		*V. volanense*	
			■							■			■	*V. schwertschlageri*	FALLAUXI/CILIATA
■	■		■											*V. krantzense*	SEMIFORME/ZITTELI*
	■	■	■		■	■	■	■	■		?	■		*V. aesinense*	

Fig. 1. Geographic-chronologic distribution of the genus *Volanoceras* in the Tithonian (Semiforme – Ponti Zones). The *Zitteli* Biozone is approximately equivalent to the Semiforme Zone (PARENT & CAPELLO 1999). For palaeogeographic placement of localities see Figs. 2–3.

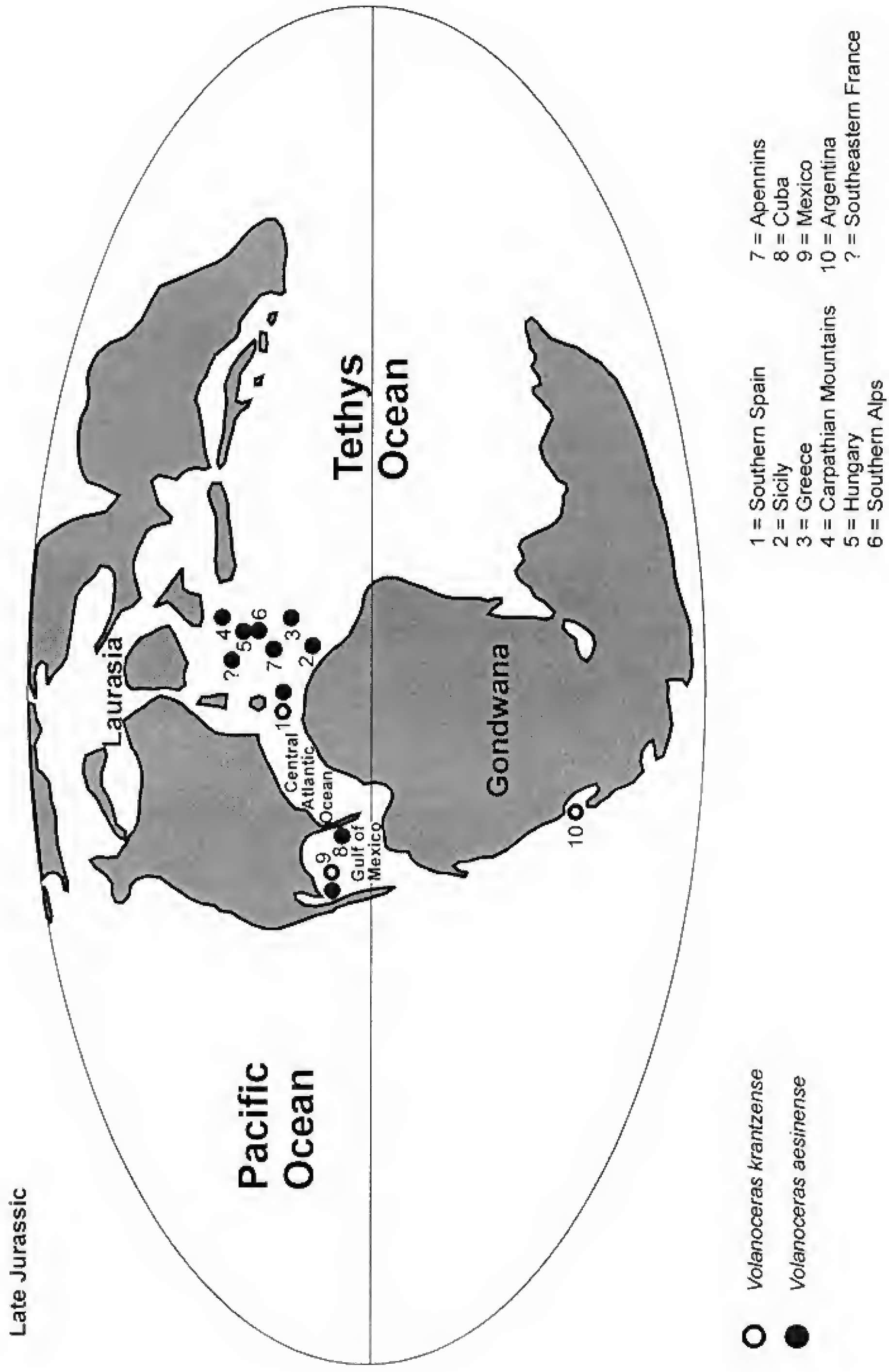

Late Jurassic
Pacific Ocean
Tethys Ocean
Laurasia
Gondwana
Central Atlantic Ocean
Gulf of Mexico
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
?
○ Volanoceras krantzense
● Volanoceras aesinense
1 = Southern Spain
2 = Sicily
3 = Greece
4 = Carpathian Mountains
5 = Hungary
6 = Southern Alps
7 = Apennins
8 = Cuba
9 = Mexico
10 = Argentina
? = Southeastern France

Fig. 2. Palaeobiogeographic record of *Volanoceras* during Semiforme Zone of the Tithonian. Map based on Scotese (2002).

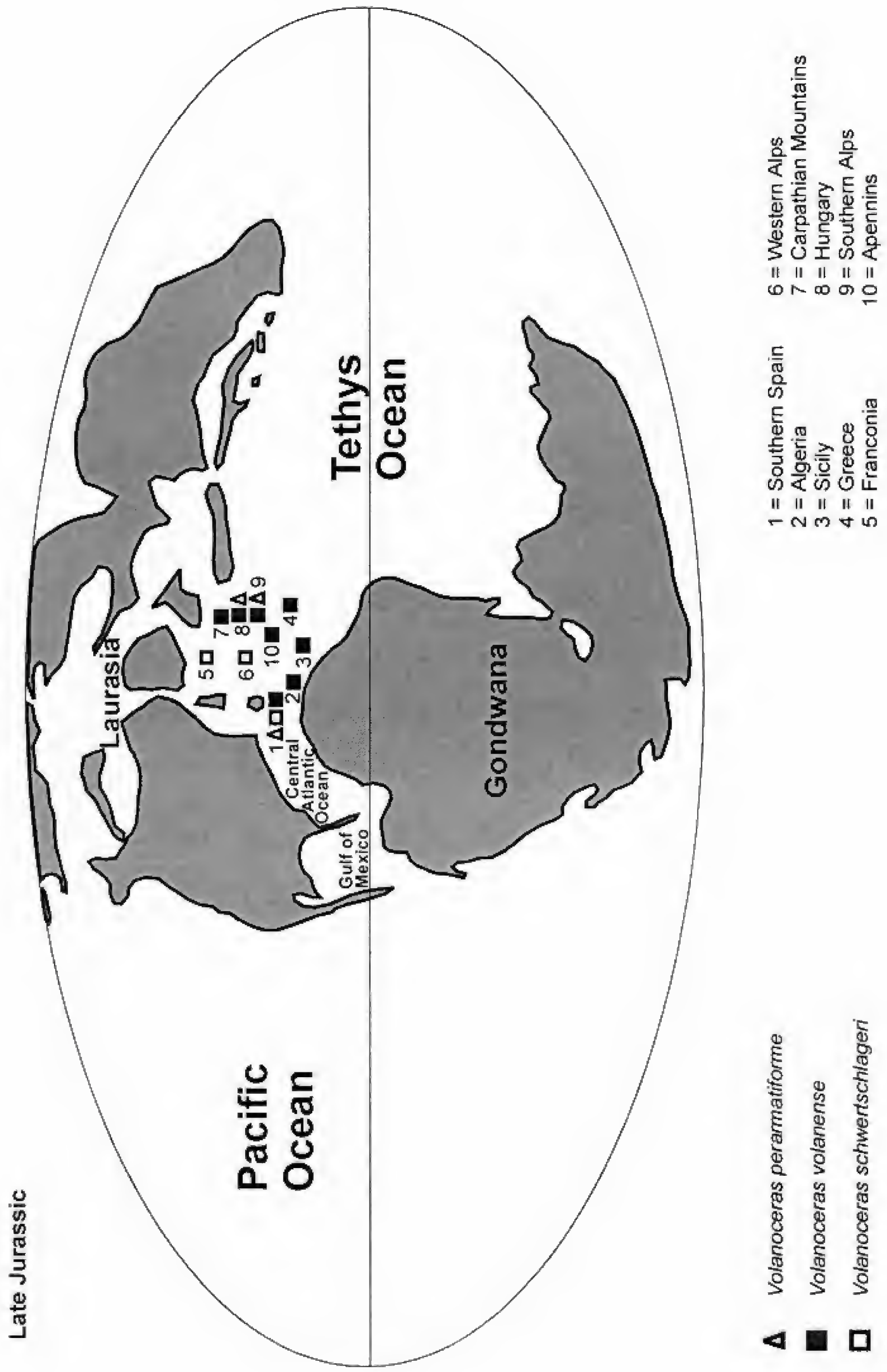

Late Jurassic
Pacific Ocean
Tethys Ocean
Laurasia
Gondwana
Central Atlantic Ocean
Gulf of Mexico
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10
▲ Volanoceras perarmatiforme
■ Volanoceras volanense
□ Volanoceras schwertschlageri
1 = Southern Spain
2 = Algeria
3 = Sicily
4 = Greece
5 = Franconia
6 = Western Alps
7 = Carpathian Mountains
8 = Hungary
9 = Southern Alps
10 = Apennins

Fig. 3. Palaeobiogeographic record of *Volanoceras* during Fallauxi and Ponti Zones of the Tithonian. Map based on SCOTESE (2002).

present an updated review supported by a more accurate time resolution frame (Fig. 1–3). *Volanoceras* is recorded from the Southern Alps (Oppel 1863; Schauroth 1865; Benecke 1866; Schloenbach 1867; Zittel 1870; Nicolis & Parona 1885; Parona 1888; Del Campana 1905; Benetti 1977; Sarti 1985, 1986, 1995; Caracuel et al. 1998; this study), the western Carpathian Mountains (Zittel 1868; this study), the Western Alps (Dept. Hautes-Alpes, Thieuloy 1963; Enay et al. 1979); Ardèche area of south-eastern France (Cecca & Enay 1991); the Apennines (Zittel 1870; Colacicchi & Pialli 1967; Nicosia & Pallini 1977; Pallini & Schiavinotto 1980; Santantonio 1986), Hungary (Vigh 1984; Főzy 1987, 1988, 1994), Sicily (Gemmellaro 1871; Geyssant & Mascle 1970; Cecca 2002, in prep.), Greece (Bernoulli & Renz 1973), southern Spain (Schloenbach 1867; Enay & Geyssant 1975; Olóriz & Tavera 1975; Olóriz 1978; Seyfried 1978; this study), Algeria (Roman 1936), southern Germany (Schneid 1915, 1916; Barthel & Geyssant 1973; Schlegelmilch 1994; this study), Cuba (Imlay 1942), Mexico (Verma & Westermann 1973; Cantú Chapa 1990), and Argentina (Krantz 1926, 1928 and this study). Hence, *Volanoceras* seems to be restricted to the western Tethyan realm, the adjacent Caribbean area and the western south Pacific, the latter connected with the western Tethys by the "Hispanic Corridor". Due to gaps in the stratigraphic record, collection bias, and the invasive character of occurrences in more marginal positions, the *Volanoceras* lineage is incompletely recorded in most areas. Geyssant (1985) interpreted one of these gaps which occurs in the Fallauxi Zone as an example of the "punctuated equilibrium" model of evolution. However, new data contradict her assumptions; nevertheless it is possible to reconstruct the complete *Volanoceras* succession based on well-horizoned material from many areas.

A single ammonite specimen mentioned as "*Simoceras* n. sp. aff. *volanense*" from submarine dykes of Sicily by Wendt (1971: 162) does not belong to the genus *Volanoceras*. It represents a still undescribed new species of the simoceratid genus *Ceratosphinctes*, most probably of much younger age than the type species *Simoceras rachistrophum* Gemmellaro (= *Ammonites septenarius* Quenstedt).

From the Eastern Alps, Toula (1907: 52) described "*Simoceras* n. sp., aff. *Simoceras volanense* Opp.", but unfortunately, he did not figure this material, that consisted of four specimens. Hitherto, it was not possible to trace these specimens in the collections of the Natural History Museum of Vienna (pers. comm. Dr H. Summesberger, Vienna).

3. Systematics

Family Simoceratidae Spath, 1924

Genus *Volanoceras* Geyssant, 1985

Type species: *Ammonites volanensis* Oppel, 1863.

Remarks. – Geyssant (1985) and Santantonio (1986) independently designated lectotypes for *Ammonites volanensis* Oppel. The lectotype designated by Geyssant was the only specimen figured by Oppel himself, this specimen, however, is lost since World War II. Nevertheless, this lectotype designation is valid (§ 74.4 of ICZN 1999). The paper of Santantonio (1986) was published after Geyssant

(1985), although submitted much earlier for publication. Hence, his alternative "lectotype" is invalid, although this specimen is one of OPPEL's syntypes and, moreover, still available. Despite of this taxonomic confusion, both syntypes belong to the same taxon, so that no further consequences will arise. Even SANTANTONIO (1986: 23) suggested to take the surviving specimen now as the neotype of *Ammonites volanensis*.

More confusion exists with the concept of the genus *Simoceras* ZITTEL, 1870 which was introduced without designation of a type species. Originally six species were attributed to this genus: *Ammonites strictus* CATULLO, *Simoceras lytogyrum* ZITTEL, *Ammonites biruncinatus* QUENSTEDT, *Simoceras admirandum* ZITTEL, *Ammonites volanensis* OPPEL, and *Simoceras catrianum* ZITTEL. In a short review on simoceratids, SPATH (1925) erroneously took FISCHER (1882) as the one who designated *Ammonites biruncinatus* QUENSTEDT as the type species of *Simoceras*, FISCHER only mentioned this species as an example of the genus. GEYSSANT (1986) clearly pointed out that according ICZN, it is now SPATH (1925) who has to be taken as author of this subsequent type designation, prior to that of ROMAN (1938).

In his thesis, OLÓRIZ (1978) argued that after ZITTEL's intention, *Ammonites volanensis* OPPEL was the more frequent and typical species of *Simoceras*. As a consequence, he took *Ammonites volanensis* as the type species of *Simoceras* and tentatively included *Simoceras biruncinatus* in his new subgenus *Lytogyroceras*. Several authors followed this opinion. However, in the description of ZITTEL, there is no preference traceable for any of the listed species, so that the subsequent designation of SPATH must be accepted forever.

3.1. Taxonomic status of *Simoceras praecursor* SANTANTONIO, 1986

In his review of Tithonian simoceratids of the *volanense* group, now included in the genus *Volanoceras*, SANTANTONIO (1986) erected *Simoceras praecursor* n. sp. which he thought to represent an ancestor of the younger and much better known forms, like *S. aesinense* and *S. volanense*. This taxon is based on very poorly preserved and fragmentary material, the holotype figured therein as pl. 4, fig. 2–3, coming from the Darwini Zone of Monte Nerone, Apennines, Italy. The inner whorls of this holotype exhibit very wide-spaced, coarse and truly bifurcating ribs, a feature unknown from any other species of *Volanoceras* or *Simoceras*. The outer whorls are strongly weathered. In some aspects it resembles *Virgatosimoceras albertinum* (ZITTEL), which also occurs in the Darwini Zone (cf. "*Virgatosimoceras rothpletzi*" in CARACUEL et al. 1998: pl. 2, fig. 2), but differs from the latter in possessing small ventro-lateral nodules or thickenings of the ribs. The paratype of *Simoceras praecursor* is another corroded fragment of an outer whorl resembling a large simoceratid, but, in our opinion, also insufficient to characterize a new species. As a consequence, we take *Simoceras praecursor* SANTANTONIO as a nomen dubium.

3.2. Records of *Volanoceras* from the Semiforme Zone

Volanoceras aesinense (MENEGHINI)

Pl. 1, Figs. 1–4

1870 *Simoceras Volanense* OPP. – ZITTEL, p. 95, pl. 32, fig. 7, non figs. 8–9 [= *V. volanense*].

*1885 *Simoceras* cfr. *volanense* OPP. sp. (var. *Aesinense* nov.). – MENEGHINI, p. 376, pl. 20, fig. 4 a–d.
1938 *Simoceras volanense* OPPEL. – ROMAN, pl. 30, fig. 290 [refiguration of ZITTEL 1870, pl. 32, fig. 7].
1942 *Simoceras* sp. juv. cf. *S. volanense* (OPPEL). – IMLAY, p. 1445, pl. 3, figs. 2–3.
1967 *Aspidoceras phoenicium* GEMMELLARO. – COLACICCHI & PIALLI, p. 186, figs. 2e, 3b.
1970 *Simoceras* sp., group of *S. volanense* (OPPEL). – BERNOULLI & RENZ, p. 600, pl. 5, figs. 4–6.
1970 *Simoceras volanense* (OPP.). – GEYSSANT & MASCLE, p. 213.
1971 *Aspidoceras phoenicium* GEMM. – PASSERI, p. 104.
1975 *Simoceras* n. sp. gr. *volanense* (OPP.). – ENAY & GEYSSANT, p. 43.
1977 *Aspidoceras phoenicium* GEMMELLARO. – NICOSIA & PALLINI, p. 246 pars, pl. 2, fig. 9.
1980 *Simoceras volanense* (OPPEL). – PALLINI & SCHIAVINOTTO, p. 507.
1983 *Simoceras* (*Simoceras*) *volanense* (OPPEL). – CECCA et al., p. 119, pl. 3, fig. 1.
1984 *Simoceras* (*Simoceras*) *volanense* (OPPEL). – ROSSI, p. 115, pl. 35, fig. 12.
1986 *Simoceras aesinense* MENEGHINI. – SANTANTONIO, p. 15, pl. 1, figs. 1–4, pl. 2, figs. 1–4, 6.
1986 *Simoceras volanense* (OPPEL). – CECCA et al., p. 191, tab. 7, fig. 1, 3.
1987 *Simoceras aff. volanense* (Oppel, 1863). – FÖZY, p. 70, pl. 1, fig. 1.
1988 *Volanoceras (Volanoceras) aesinense* (MENEGHINI, 1855). – FÖZY, p. 73, pl. 8, fig. 3–4, pl. 9, fig. 1–3, pl. 10, fig. 2.
1989 *Volanoceras (Volanoceras) aesinense* (MENEGHINI). – FÖZY, p. 327, pl. 3, fig. 2.
1990 *Volanoceras chignahuapense* sp. nov. – CANTÚ CHAPA, p. 41, figs. 2a–d.
v ? 1991 *Volanoceras*. – CECCA & ENAY, p. 16.
1991 *Simoceras aesinense* MENEGHINI. – CECCA et al., p. 97.
?1994 *Volanoceras* cf. *aesinense* (MENEGHINI). – FÖZY et al., p. 158, pl. 2, fig. 16.
1998 *Simoceras aesinense* MENEGHINI. – CARACUEL et al., pl. 2, fig. 4.

Holotype: The specimen figured by MENEGHINI (1885, pl. 20, fig. 4a–d), formerly housed in the Museo di Paleontologia of Pisa, Italy, but destroyed during World War II. According SANTANTONIO (1986), a cast of the holotype is housed in the Museo di Geologia e Paleontologia dell'Università di Firenze, no. IGF 507 E.

Type locality: Umbro-Marchean area, Central Italy.

Stratum typicum: Rosso Ammonitico lithofacies of Umbro-Marchean area (Semiforme Zone, Early Tithonian).

Occurrence: *Volanoceras aesinense* (MENEGHINI) is recorded from northern and central Italy, Sicily, Greece, southern Spain, Hungary, Poland, Mexico, and Cuba.

Studied material: About 10 specimens from the Southern Alps and from the Apennines, 1 juvenile fragment from the Polish Carpathians.

Measurements: see SANTANTONIO 1986: 14.

Description. – See GEYSSANT 1985 and SANTANTONIO 1986. The innermost whorls exhibit simple but relatively wide-spaced ribs with very few constrictions and/or pseudo-bifurcations. For a very short distance ventrolateral nodes are developed which change gradually into elongate clavate ones. The diameter of onset of clavi is variable, but much earlier than in all other species of *Volanoceras*. The clavi are interconnected with a periumbilical row of nodes by very broad, or even fibulate ribs. The whorl section is subquadratic. Since hitherto no specimen with the peristome was found the final adult size is unknown. However, recorded diameters are much smaller than in younger species.

Remarks. – A juvenile specimen from the famous Rogoźnik area in the Polish Carpathians, previously mentioned as "*Simoceras* sp." without specific determination (Kutek & Wierzbowski 1979, 1986; Wierzbowski 1990) belongs to *Volanoceras aesinense* (Pl. 1, Fig. 4). The age of the finding level is confirmed as Semiforme Zone by several diagnostic ammonites, like the index *Semiformiceras semiforme* (Oppel) and *Cyrtosiceras collegiale* (Oppel), besides some additional longer ranging taxa, like *Sutneria asema* (Oppel) and *Physodoceras neoburgense* (Oppel).

Volanoceras krantzense Cantú Chapa

Pl. 2 , Figs. 1–2

(?) 1925 *Simoceras* cf. *volanense* (Oppel). – Gerth, p. 41.
? 1925 *Simoceras* sp. (ex aff. *S. volanense* Oppel). – Gerth, p. 39.
v 1926 *Simoceras* aff. *Volanense* Opp. – Krantz, p. 433.
v 1928 *Simoceras* aff. *Volanense* Opp. – Krantz, p. 13, pl. 3, fig. 7.
v 1956 *Simoceras* aff. *volanense* (Oppel). – Arkell, p. 582.
? 1959 *Simoceras* aff. *volanense* (Oppel). – Groeber, p. 424.
1973 *Simoceras* cf. *S. volanense* (Oppel). – Verma & Westermann, p.196, pl. 37, fig. 2.
? 1977 *Simoceras* aff. *volanense* Krantz, 1928 non Oppel. – Leanza & Hugo, p. 261.
1977 *Simoceras (Simoceras) volanense schwertschlageri* (Schn.). – Olóriz, p. 224, pl. 20, fig. 6.
1981a *Simoceras* aff. *S. volanense* (Oppel). – Leanza, p. 571.
1981b *Simoceras* aff. *S. volanense* (Oppel). – Leanza, p. 80.
1989 *Simoceras* sp. aff. *volanense*. – Olóriz & Tavera, p. 223.
v *1990 *Volanoceras krantzense* n. sp. – Cantú Chapa, p. 43.
v 1999 *Simoceras aesinense* (Meneghini). – Parent & Capello, p. 352.
1999 *Simoceras aesinense* (Meneghini). – Olóriz et al., p. 478.

Holotype: The specimen figured by Krantz 1928, pl. 3, fig. 7, refigured herein, housed at the Palaeontological Institute, University of Bonn, Germany, GPIBO.

Type locality: Bardas Blancas, Prov. Mendoza, Argentina.

Stratum typicum: Formación Vaca Muerta, (*Zitteli* Biozone, Lower Tithonian).

Occurrence: *Volanoceras krantzense* Cantú Chapa has been recorded from Argentina, Mexico, and southern Spain.

Studied material: The holotype and 1 specimen from southern Spain.

Measurements:

	d	h	u	w	n/2
Holotype	89.0	–	59	–	9
	86.0	18.2	58.0	19.3	10

Description. – *Volanoceras krantzense* exhibits a densely ribbed juvenile stage with few pseudo-bifurcations, followed by a longer persisting stage with pointed ventrolateral tubercles, which become clavate at a diameter of about 70 mm. Thus, it is morphologically intermediate between *V. aesinense* and *V. schwertschlageri*. In the latter, the clavate stage starts remarkably later in ontogeny. Proverse constrictions are not very distinctly developed but they are present both in the holotype and in specimens from Spain. The holotype of *V. krantzense* is an uncrushed specimen which hence exhibits a wider cross section than observable in many other specimens of the genus (but see *Volanoceras volanense* in Főzy 1988, pl. 7, fig. 2–3).

Remarks. – The only specimen of the genus *Volanoceras* hitherto described from the Neuquén-Mendoza basin (West-Central Argentina and Northern Chile) was collected in Bardas Blancas (Fig. 5). It was originally described by Krantz

(1928: 13, pl. 3, fig. 7) as *Simoceras* aff. *volanense* (Oppel), later Santantonio (1986: 15) considered the specimen as a representative of *Simoceras aesinense* Meneghini; Geyssant (1988: 80) supported the specific identity but within the genus *Volanoceras* Geyssant, 1985, whereas Főzy (1989: 69) even thought of its affiliation to a new genus. Cantú Chapa (1990: 43) introduced the new taxon *Volanoceras krantzense* which is based on the specimen of Bardas Blancas. This specimen was cited by some authors with biostratigraphic purposes (Leanza 1981a, 1981b; Parent & Capello 1999). Gerth (1925) cited *Simoceras* cf. *volanense* for the Middle Tithonian of Mendoza (most probably the same specimen later described by Krantz) and "*Simoceras* sp. (ex aff. *S. volanense* Oppel)" from the Middle Tithonian of Cerro Lotena, Neuquén (Fig. 5). The latter specimen was not described and we were unable to trace it. Leanza & Hugo (1977: 261) cited but did not illustrate *Simoceras* aff. S. *volanense* (Oppel) sensu Krantz (1928) in the *Zitteli* Biozone of Bardas Blancas. The reference to Krantz (1928) suggests this specimen could belong to *V. krantzense* Cantú Chapa. Fuenzálida (*in*: Groeber 1952: 424) cited *Simoceras* aff. *volanense* (Oppel) from Baños del Flaco, Chile but no figuration exists of the specimen.

Since the holotype of *V. krantzense* constitutes an isolated record throughout all the basin it is useful to review the biostratigraphy of the type horizon in the type section at Bardas Blancas and the derived chronostratigraphy. Krantz (1928: 47) listed the association of *Pseudolissoceras zitteli* (Burckhardt), "*Neochetoceras*" *waageni* (Zittel), *Pseudhimalayites steinmanni* (Haupt) [= *P. subpretiosus* (Uhlig, 1878), see Schweigert 1997 and Parent 2001] and *Simoceras* aff. *volanense* (= *Volanoceras krantzense*). Krantz (1928: 15) gave a short comparative description of "*Neochetoceras*" *waageni*, without figuration, indicating very close resemblance with the type material, it can not contribute to correlation. Moreover, the observation of the original specimens showed that they do not belong to this species. In pure biostratigraphic terms the assemblage indicates the *Zitteli* Biozone, a range-biozone which, in the Neuquén-Mendoza basin, includes the rocks containing *Pseudolissoceras zitteli* (cf. Burckhardt 1900; Leanza 1980; Riccardi 1984). The age of this assemblage may be indicated as Semiforme Zone on the basis of the concurrent range of the species associated in comparison with occurrences in Europe (Olóriz & Tavera 1989; Parent & Capello 1999). In support to a late Semiforme Zone age is the occurrence of *V. krantzense* in southern Spain (surroundings of Cieza, Prov. Murcia), associated with *Physodoceras neoburgense* (Oppel), *Pseudodiscosphinctes* aff. *bartheli* Olóriz (cf. Zeiss et al. 1994, pl. 5, fig. 1), *Haploceras elimatum* (Oppel), and overlain by beds yielding *V. schwertschlageri* (Schneid), *Toulisphinctes rafaeli* (Oppel), "*Subplanitoides*" *pouzinensis* (Toucas), and *Lytoceras liebigi* (Oppel).

3.3. Records of *Volanoceras* younger than Semiforme Zone

Volanoceras schwertschlageri (Schneid)

Pl. 3, Fig. 1, Pl. 4, Fig. 1–5

v*1915 *Simoceras schwertschlageri*. – Schneid, p. 92, pl. 4, fig. 6.
v 1916 *Simoceras schwertschlageri*. – Schneid, p. 24.
1963 *Simoceras volanense* (Oppel, 1863). – Thieuloy, p. 293, pl. 2, figs. 3a, 3b.
v 1973 *Simoceras volanense schwertschlageri* Schneid. – Barthel & Geyssant, p. 33.
non 1978 *Simoceras (Simoceras) volanense schwertschlageri* (Schn.). – Olóriz, p. 224, pl. 20, fig. 6 [= *Volanoceras krantzense* Cantú Chapa].

v 1978 *Simoceras* cf. *volanense* (Oppel). – Seyfried, p. 41.
v 1978 *Simoceras volanense* (Oppel). – Seyfried, p. 73.
1979 *Simoceras volanense* (Opp). – Enay et al., p. 138.
non 1984 *Simoceras (Simoceras) volanense schwertschlageri* Schn. – Vigh, p. 16, tab. 1(3) [= *V. volanense*].
v 1985 *Volanoceras schwertschlageri* (Schneid 1915). – Geyssant, p. 80.
non 1987 *Simoceras schwertschlageri* (Schneid). – Főzy, pl. 2, fig. 5 [= *V. volanense*].
non 1988 *Volanoceras (Volanoceras) volanense schwertschlageri* (Schneid, 1915). – Főzy, p. 72, pl. 8, fig. 1 [= *V. volanense*].
v 1991 *Volanoceras schwertschlageri* (Schneid). – Schlampp, p. 64, pl. 15, fig. 7 [re-figuration of holotype].
v 1994 *Volanoceras schwertschlageri* (Schneid). – Schlegelmilch, p. 116, pl. 61, fig. 2 [re-figuration of holotype].
v 1999 *Volanoceras schwertschlageri* (Schneid). – Scherzinger & Schweigert, p. 5.

Holotype: The specimen figured by Schneid (1915, pl. 4, fig. 6), housed in the collection of the BSPM 1913 IX 200.

Type locality: Unterhausen near Neuburg/Donau, Bavaria, SW Germany.

Type horizon: Neuburg Formation, Unterhausen Member, interval between beds 18 and 28 (according to lithology most probably from bed 26) in the section of Barthel (1962) (Lower Tithonian, *Ciliata* Biozone, *Penicillatum* horizon).

Occurrence: Southern Germany, southern Spain, Western Alps (Briançonnais).

Studied material: The holotype and 6 fragmentary specimens from southern Spain.

Measurements:

	d	h	u	w	n/2
Holotype	~90	~18.7	~55.5	~18.0	~11
	82.2	17.0	51.5	18.0	?

Description. – See Schneid (1915). Unfortunately the inner whorls of the holotype are rather imperfectly preserved so that it is not clear whether the simple ribs of the earliest stage exhibit pseudo-bifurcations or not. Taking into account the new material from southern Spain, it can be assumed that this earliest ribbing stage persists little longer than in *V. krantzense* and exhibits a higher number of pseudo-bifurcations, similar to *V. volanense*. *V. schwertschlageri* mainly differs from *V. volanense* in its much earlier onset of clavate ventrolateral nodes, which are, in the latter chronospecies, only present in the adult stage. Moreover, it differs by much more pronounced periumbilical nodes interconnected with the ventrolateral ones by strongly developed ribs. In *V. volanense* the periumbilical nodes are rather weakly developed in the second ribbing stage but become stronger in the body chamber of adult specimens.

Remarks. – Since the original description of Schneid (1915) no further specimens of this exotic ammonite were recorded from the type area. According to Schneid, the holotype (only specimen) was discovered in the bodychamber of a giant *Toulisphinctes rafaeli* (Oppel) which survived in the collection of BSPM. For the revision of the Tithonian ammonites from Neuburg (Scherzinger & Schweigert, in preparation) it became necessary to locate the type horizons of Schneid's material. The specimen of *Toulisphinctes rafaeli* in question comes from a level at the base of the Neuburg Formation (see Scherzinger & Schweigert 1999), biostratigraphically termed *Penicillatum* horizon. This faunal horizon yields the ammonite taxa listed below; it represents the most diverse faunal assemblage within the Neuburg Formation. The specific diversity of this horizon points to a great exchange rate at the northern Tethyan margin, possibly due to a sea level highstand. Other than in

Franconia, the *Penicillatum* horizon can be easily recognized at St. Concors near Chambéry, SE France (Donze & Enay 1961).

The ammonite species of the *Penicillatum* horizon are listed, synonyms are numerous and not mentioned here:

Sublithacoceras penicillatum (Schneid) [M], "*Lemencia*" *pseudocontigua* (Donze & Enay) (m), *Franconites caesposus* (Schneid) [M], *Paraberriasella blondeti* Donze [m], *Danubisphinctes danubiensis* (Schlosser) [M], *Parapallasiceras praecox* (Schneid) [m], *Protancyloceras gracile* (Oppel) [m], *Volanoceras schwertschlageri* (Schneid) [M], *Richterella richteri* (Oppel) [m], *Virgatosimoceras rothpletzi* (Schneid) [M], "*Virgatosimoceras*" *broilii* (Schneid) [M], *Calliphylloceras* sp. [M], *Haploceras elimatum* (Oppel) [M], *Haploceras carachtheis* (Zejsner) [m], "*Pseudolissoceras*" *concorsi* (Donze & Enay) [M], "*Glochiceras*" sp. [m], *Physodoceras neoburgense* (Oppel) [M], *Sutneria asema* (Oppel) [m], *Toulisphinctes rafaeli* (Oppel) [M], *Sarmatisphinctes constrictor* (Schneid) [M], *Dorsoplanites lumbricarius* (Schneid) ?[M].

The new records of *V. schwertschlageri* from southern Spain confirm the tentative correlation of the Submediterranean Ciliata Zone with the Tethyan Fallauxi Zone. In the *Penicillatum* horizon of Franconia, ammonites from the Submediterranean, Tethyan, and Subboreal bioprovinces occur. Among the Tethyan elements we recognize forms like *Virgatosimoceras rothpletzi*, "*Virgatosimoceras*" *broilii*, *Haploceras carachtheis*, *Haploceras elimatum*, "*Pseudolissoceras*" *concorsi*, and *Toulisphinctes rafaeli*. The single record of *Richterella richteri* from the Neuburg section was found in a slightly higher bed (24) than the bulk of the *Penicillatum* horizon fauna (bed 18–22 in the section of Barthel 1962), which still comprises higher beds inclusive bed 28.

Sutneria asema and its dimorphic partner *Physodoceras neoburgense* have a larger stratigraphical range. They already occur in the Semiforme Zone and its equivalents. They have a remarkably wide palaeogeographic distribution which may be also used for correlation purposes. Both *Sutneria asema* and *Physodoceras neoburgense* occur in the Tithonian of Argentina (see Krantz, 1928, pl. 3, fig. 5; Steuer 1897, pl. 6, fig. 5), together with Tethyan aspidoceratids like *Pseudhimalayites steinmanni* and its local microconch *Simocosmoceras adversum andinum* Leanza & Olóriz, 1987 (see Schweigert 1997 and Parent 2001), thus suggesting an almost world-wide sea level highstand in the Semiforme Zone.

Volanoceras volanense (Oppel)

Pl. 5, Figs. 1–4

non 1855 *Ammonites perarmatus*, Sowerby – Catullo, p. 204, pl. 1, fig. 4 [= *Euaspidoceras*, later erroneously interpreted as *V. volanense*]
*1863 *Ammonites Volanensis* Opp. – Oppel, p. 231, pl. 58, fig. 2.
1868 *Ammonites Volanensis* Oppel. – Zittel, p. 116.
1867 *Ammonites Volanensis.* – Schloenbach, p. 254.
1869 *Ammonites Volanensis* Oppel. – Zittel, p. 148.
pars 1870 *Simoceras Volanense* Opp. – Zittel, p. 95, pl. 32, figs. 8–9, non fig. 7 [= *V. aesinense*].
1871a *Simoceras Volanense* Opp., sp. – Gemmellaro, p. 244.
1871b *Simoceras Volanense* Opp., sp. – Gemmellaro, p. 63, pl. 2, fig. 5.
1871c *Simoceras Volanense* Opp., sp. – Gemmellaro, p. 40, pl. 9, fig. 5.
1885 *Simoceras Volanense* Oppel. – Nicolis & Parona, p. 10, 23, 59, 71.

1889 *Simoceras volanense* Opp. sp. – Kilian, p. 658.
pars 1905 *Simoceras Volanense* Opp. – Del Campana, p. 110, non pl. 6, fig. 9 (= HT of *Volanoceras vicentinum*). – [With further citations without figures]
1936 *Simoceras* cf. *Rachystrophum* Gemmellaro. – Roman, p. 19, pl. 1, fig. 4.
? 1939 *Simoceras volanense* Opp. – Ramaccioni, p. 200.
1970 *Simoceras volanense* (Oppel, 1863). – Bernoulli & Renz, p. 599, pl. 6, fig. 2.
1975 *Simoceras volanense* (Opp.). – Olóriz & Tavera, p. 97, 106.
1975 *Simoceras volanense* (Opp.). – Enay & Geyssant, p. 44.
1977 *Simoceras lytogyrum* Zittel. – Nicosia & Pallini, p. 246, pl. 1, fig. 8.
1977 *Simoceras volanense* Opp. – Benetti, p. 236, fig. 32.
1978 *Simoceras volanense* (Oppel). – Olóriz, p. 219, pl. 20, fig. 5.
1978 *Simoceras volanense schwertschlageri* (Schneid). – Olóriz, p. 224.
1978 Simoceratinae gen. nov., sp. nov. – Olóriz, p. 243, pl. 18, fig. 2 [= pathological specimen, forma fastigata]
1984 *Simoceras (Simoceras) volanense volanense* (Oppel). – Vigh, p. 16, tab. 1(3).
1984 *Simoceras (Simoceras) volanense schwertschlageri* Schn. – Vigh, p. 16, tab. 1(3).
1986 *Simoceras volanense* (Opp.). – Sarti, p. 508, pl. 6, fig. 7.
1986 *Simoceras volanense* (Oppel). – Santantonio, p. 17, pl. 2, fig. 5, pl. 3, figs. 1–5, pl. 4, fig. 1.
1987 *Volanoceras (Volanoceras) volanense volanense* (Oppel, 1863). – Fözy, p. 69, pl. 7, Fig. 1–3, pl. 8, fig. 2.
1988 *Volanoceras (Volanoceras) volanense schwertschlageri* (Schneid, 1915). – Fözy, p. 72, pl. 8, fig. 1.
1989 *Volanoceras volanense* (Oppel, 1863). – Fözy, p. 143, pl. 4, fig. 2.
1990 *Volanoceras volanense* (Oppel 1863). – Kaiser-Weidich & Schairer, p. 362.
1991 *Simoceras volanense* (Oppel). – Cecca et al. p. 97.

Lectotype: The specimen figured by Oppel (1863, pl. 58, fig. 2), originally housed in the collection of the BSPM, Munich, Germany, but destroyed during World War II.

Neotype: Specimen figured by Santantonio (1986, pl. 5, fig. 1, syntype of Oppel 1863), designated by Santantonio (1986: footnote, p. 23), refigured herein Pl. 5, Fig. 4, housed in the collection of the BSPM, AS VIII 144. Interestingly, a thin section from the rock matrix of the back side of this neotype yielded numerous calpionellids (*Chitinoidella boneti* Doben) which were used for an integrated stratigraphical approach (Kaiser-Weidich & Schairer 1990).

Type locality: Volano, Trentino, northern Italy.

Stratum typicum: Rosso Ammonitico Superiore (*"Micracanthoceras" ponti* Zone, Lower Tithonian).

Occurrence: *Volanoceras volanense* (Oppel) has been recorded from Italy, Sicily, Greece, southern Spain, Hungary, the Carpathian Mountains, and from Algeria.

Studied material: Survived type material, and about 15 additional specimens from several localities in southern Spain and northern Italy.

Measurements:

	d	h	u	w	n/2
Neotype	103.5	23.3	60.0	–	12

Description. – See Santantonio (1986). Both, the lost lectotype and the neotype are not very indicative of this chronospecies, since the first one represents a juvenile specimen, whereas in the latter the inner whorls are strongly weathered. The innermost whorls exhibit moderately dense-spaced simple ribs with occasional pseudo-bifurcations. The following ribbing stage is characterized by a very pronounced row of pointed ventrolateral nodes, whereas the umbilical part of the flank is very weakly ornamented. At larger diameter, broad ribs starting from the ventrolateral nodes shift down the flank, where they end in periumbilical nodes. The whorl section is subquadratic or slightly higher than wide. One or two proverse constrictions per whorl are usually developed.

Remarks. – Adult specimens are mostly incompletely preserved, but according to some fragments, the final diameter seems usually smaller than in the slightly younger chronospecies *V. perarmatiforme* (Schauroth). In the latest ribbing stage, just behind the aperture, *V. volanense* differs from *V. perarmatiforme* in developing the ribbing stage with ventrolateral clavi which are almost lacking in the latter.

Volanoceras perarmatiforme (Schauroth)

Pl. 8, Figs. 1–2

v pars *1865 *Ammonites perarmatiformis* n., n. sp. – Schauroth, p. 148, pl. 30, fig. 4.
1905 *Simoceras Volanense* Oppel. – Del Campana, pl. 6, fig. 9.
pars 1978 *Simoceras (S.) volanense magnum* subsp. nov. – Olóriz, p. 228, pl. 19, fig. 1 [= holotype of *Cordubiceras maius* Tavera], pl. 20, fig. 2. – [*magnum* = nomen nudum, see below]
1979 *S. (Simoceras) volanense magnus*. – Olóriz & Tavera, fig. 1 [suture line].
1984 *Simoceras (Simoceras) volanense magnum* Olóriz. – Vigh, p. 16, pl. 2, fig. 1, tab. 1(3).
?1985 *Cordubiceras nexus* n. sp. – Tavera, p. 42–43, pl. 1, fig. 5.
1985 *Cordubiceras maius* n. sp. – Tavera, p. 44, pl. 2, fig. 1; text-fig. 4b.
1986 *Simoceras vicentinum* n. sp. – Santantonio, p. 19, pl. 6, figs. 1–2, pl. 5, fig. 2.
1989 *Volanoceras (Volanoceras) magnum* (Olóriz). – Főzy, p. 75, pl. 10, fig. 1.

Lectotype: The specimen figured on Pl. 8, Fig. 1, designated herein, housed in the collection of the NMC, no. 3771/1. For the taxonomic status of this taxon see chapter 3.4.

Paralectotype: The fragmentary specimen figured on Pl. 8, Fig. 2, housed in the collection of the NMC, no. 3771/2.

Type locality: Fondi, Sette Communi, Vicentinian Alps, northern Italy.

Stratum typicum: Rosso Ammonitico Veronese Superiore (most probably equivalent of *"Micracanthoceras" ponti* Zone, Uppermost Lower Tithonian).

Occurrence: *Volanoceras perarmatiforme* (Schauroth) has been recorded from northern Italy, southern Spain, and Hungary.

Studied material: 2 specimens from northern Italy (= lectotype and paralectotype of *Ammonites perarmatiformis*).

Measurements:

	d	h	u	w	n/2
Lectotype	~23.5	51.0	~14	(–)	11

Description. – See Santantonio (1986: 19) and Tavera (1985: 44). Olóriz (1978), when erecting *Simoceras volanense magnum* also included large macroconchs of *Volanoceras volanense* s.s. in his taxon. However, he did not designate a holotype, so that the original definition of this taxon is ambiguous and it is hence considered to be a nomen nudum according to ICZN 1999, Art. 13). Tavera (1985) established a new taxon for the later forms with a trapezoidal section in the preadult growth stage, whereas Santantonio (1986) simultaneously renamed the younger forms as *Simoceras vicentinum*. However, the oldest valid name for this species was already introduced by Schauroth (1865). Tavera (1985) included his taxon in *Cordubiceras* Olóriz & Tavera, 1979, because of a looped ribbing style ("costillas geminadas") visible in the last half of the body chamber. However, this looped ribbing which we also observed in a large but fragmentary specimen of *V. volanense* (Oppel) (SMNS 64852, approximate diameter 185 mm) from Vélez Blanco (Prov. Almería, southern Spain) and also in the lectotype of *Ammonites perarmatiformis* Schauroth just recalls the looped ribbing of *Volanoceras aesinense* (Meneghini) or *V. schwertschlageri* (Schneid) so that we do not hesitate to include *Ammonites* *perarmatiformis* and its subjective younger synonyms within *Volanoceras*. Furthermore, the occurrence of bitubercular looped ribs is also recorded in adult stages of *Volanoceras schwertschlageri* (Schneid) (see Pl. 4, Fig. 1) and *V. volanense* (Oppel) from Italy (see Santantonio 1986, pl. 4, fig. 1). Usually, the ventrolateral nodes are pointed rather than clavate depending on the width of the loops. Nevertheless, there is some resemblance with the macroconch *Cordubiceras principale* (Geyssant) which may represent an offshoot of *Volanoceras* developing around the Early/Late Tithonian boundary.

The innermost whorls of *V. perarmatiforme* are hitherto unknown, apart from the single and fragmentary *Cordubiceras nexus* Tavera (1985, pl. 1, fig. 5) which may very likely represent a preadult specimen of *Volanoceras perarmatiforme*. Most likely, a similar simple-ribbed stage with occasional pseudo-bifurcations like in *V. volanense* is developed. Indeed, the holotype of "*Cordubiceras nexus*" shows exactly this supposed early ribbing stage. It is then followed by a ribbing stage with ventrolateral nodes and weak lateral rectiradiate ribs, whereas the periumbilical nodes developed at the umbilical shoulder arise later in ontogeny. In an intermediate ribbing stage the periumbilical and ventrolateral nodes or thickenings are interconnected by relatively sharp ribs typical of this chronospecies, which are often but not necessarily retrocostate. The periumbilical nodes of the adult stage tend to shift up towards the lower third of the flank. The cross sections of the whorl of the premature and adult stages become trapezoidal and do not remain subquadratic like in *V. volanense*. Proverse constrictions occur very rarely, mainly in the earlier stages. *V. perarmatiforme* reaches the largest diameters within the genus.

3.4. Taxonomic status of *Ammonites perarmatiformis* Schauroth, 1865

In 1865, Schauroth, the first curator of the collections of the Duke of Coburg, published a catalogue of fossils from this collection. In this catalogue he introduced a new ammonite taxon, *Ammonites perarmatiformis*, accompanied by a short description and idealised figures of the whorl section, and of the typical sculpture of this species. Only Zittel (1868) and Gemmellaro (1871) cited this reference and both considered *Ammonites perarmatiformis* a junior synonym of *Ammonites volanensis* Oppel. The syntypes of this taxon were made available by courtesy of E. Mönnig, Coburg. They comprise four specimens coming from the Vicentinian Alps. The first one (Pl. 8, Fig. 1) from which obviously the figure of the ribs, the section and the more detailed description was taken is indeed a *Volanoceras*. It is a very large, adult specimen comparable to another giant one figured by Olóriz (1978, pl. 19, fig. 1), but only the body chamber is preserved, which bears 22 bituberculate ribs. The adult specimens of *Volanoceras perarmatiforme* (Schauroth) differ from those of *Volanoceras volanense* (Oppel) mainly by a larger diameter, a more trapezoidal section, and a sharper, wide-spaced ribbing with pointed ventrolateral nodes lacking clavi.

A further syntype (Pl. 8, Fig. 2) is a compressed fragment of a body chamber which also exhibits a ribbing sculpture typical of *Volanoceras perarmatiforme* (Schauroth). The third syntype (Fig. 4) undoubtedly represents a *Simoceras biruncinatum* (Quenstedt). Although its inner whorls are not preserved, the ventral part clearly shows the elongate narrow-spaced and alternating elongate and clavate nodes

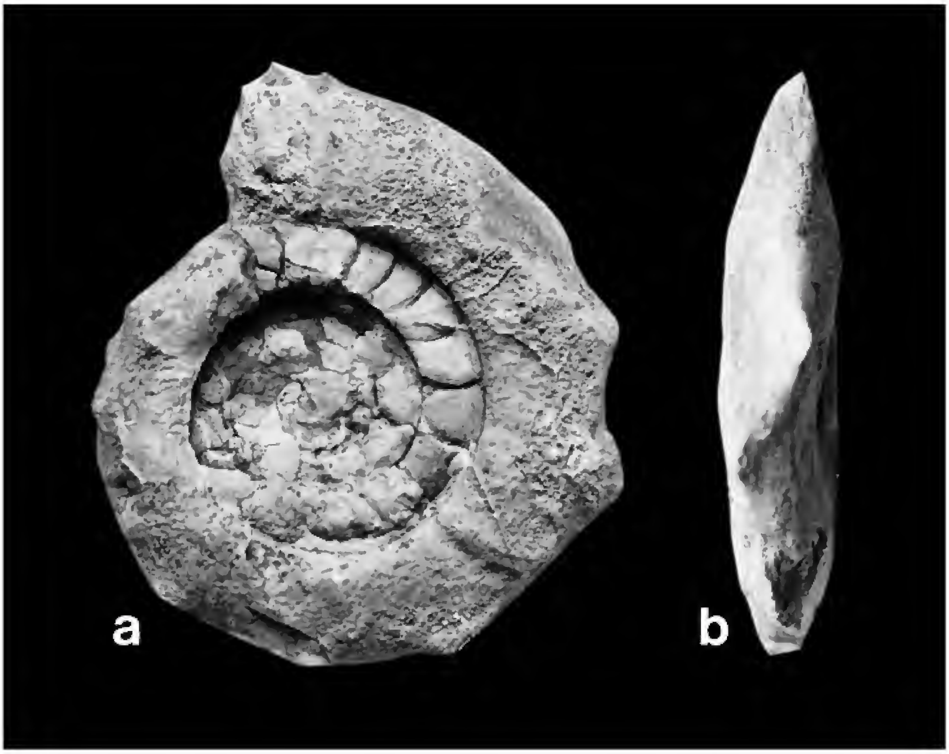


Fig. 4. *Simoceras biruncinatum* (Quenstedt) (= syntype of *Ammonites perarmatiformis* Schauroth). Rosso Ammonitico Superiore, Fondi (Sette Communi), Vicentinian Alps, northern Italy; Lower Tithonian, Biruncinatum/Admirandum Zone. NMC no. 3771/3. – a: lateral view, b: ventral view. – x1.

typical of this species. Obviously, Schauroth had erroneously taken this specimen as a juvenile specimen. The last syntype is an almost completely preserved, but much less evolute steinkern with very coarse and wide-spaced, but bifurcating ribs, the inner whorls partly restored by plaster. This latter specimen strongly resembles *Virgatosimoceras negrii* (Del Campana), which was described from the same area.

Herein, we take that syntype as the lectotype of *Ammonites perarmatiformis* from which the figure and whorl section was taken (Pl. 8, Fig. 1). The second syntype (Pl. 8, Fig. 2) which shows the sharp, rectiradiate to retroradiate ribbing style typical of the preadult stage is designated as the paralectotype. As a consequence, *Ammonites perarmatiformis* becomes a subjective senior synonym of *Volanoceras maius* (Tavera) and also of the conspecific but later published *Volanoceras vicentinum* (Santantonio). Although the taxon of Schauroth was not used after 1899, it is no nomen oblitum in the sense of ICZN 1999, Art. 23.9 because it fulfils only Art. 23.9.1 but not 23.9.2.

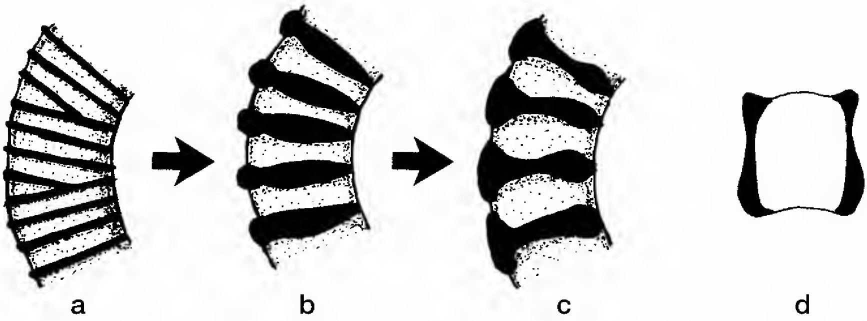


Fig. 5. Development of sculpture in succeeding ontogenetic stages of *Volanoceras*. – a: simple ribs with occasional pseudo-bifurcations, b: looped simple ribs with ventrolateral nodes, c: bituberculate simple ribs with clavate ventrolateral nodes, d: cross section.

4. Evolution of the *Volanoceras* lineage

The genus *Volanoceras* shows a characteristic change of ribbing stages during ontogeny, each stage persisting for a different portion of the ontogeny in succeeding chronospecies (Fig. 5). Another character that changes more gradually is the density of ribbing, which is very wide in specimens of *V. aesinense*, and during evolution becomes more and more narrow, then wide spacing being restricted to the adult stage. The last variable character is represented by the shape of the ventrolateral tubercles. These tubercles grade from pointed ventro-lateral nodes to more clavate ones both in ontogeny and phylogeny.

Within the chronocline of the genus *Volanoceras* the succeeding ribbing stages gradually tend to be displaced to larger diameters during phyletic evolution; moreover, according to present data, the final adult size gradually becomes larger. This clinal heterochronic change during morphologic evolution is a paedomorphic pattern by neoteny (McNamara 1982, 1986, 1992; Dommergues 1987; Klingenberg 1998), and the lineage (chronocline) may be interpreted as a paedomorphocline (sensu McNamara 1982).

5. Further records of simoceratids from Middle and South America

The genus *Volanoceras* is rare not only in many parts of the Tethys but especially in America (for updated discussion see Cecca 1999). Besides the few specimens described in literature herein accounted, no further specimens are known. One of the authors (H. P.) has failed in collecting new specimens in the Tithonian of Bardas Blancas, Casa Pincheira, Mendoza and several localities of the Zapala area, Neuquén (Fig. 6). From the *Internispinosum* Biozone (approximately Ponti Zone in age) of El Ministerio, Zapala area, come two ammonites cited as *Simoceras* sp. or *Simoceras*? sp. by Leanza & Zeiss (1990, 1992, 1994). Because of their fragmentary preservation status, a secure identification seems impossible, but they may belong to *Volanoceras* (pers. comm. A. Zeiss, Uttenreuth).

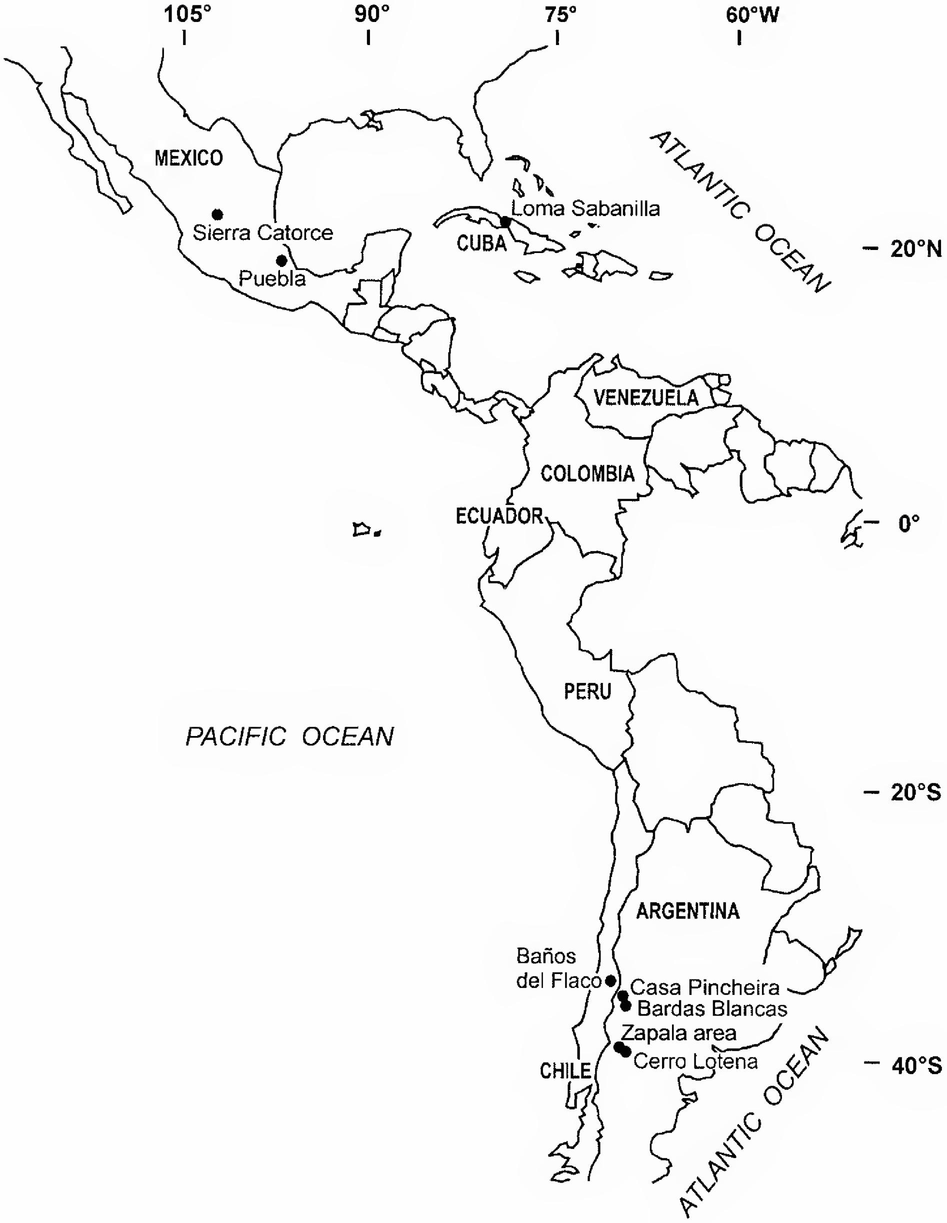

105°
90°
75°
60°W
MEXICO
Sierra Catorce
Puebla
CUBA
Loma Sabanilla
ATLANTIC OCEAN
20°N
VENEZUELA
COLOMBIA
ECUADOR
0°
PERU
PACIFIC OCEAN
20°S
ARGENTINA
Baños del Flaco
Casa Pincheira
Bardas Blancas
Zapala area
Cerro Lotena
CHILE
40°S
ATLANTIC OCEAN

Fig. 6. Occurrence of simoceratids (*Volanoceras* spp.) in America.

In Cuba, after the *Volanoceras* specimen described by IMLAY (1942), it appears that no further specimens were recorded (R. MYCZYNSKI, personal communication 21-05-2001).

The ammonite fauna of Sierra Catorce, Mexico, described by VERMA & WESTERMANN (1973) is composed of taxa which are mainly restricted to Central and South America (e.g. "*Virgatosphinctes*", *Aspidoceras haupti*, *Pseudolissoceras zitteli*, "*Aula-*

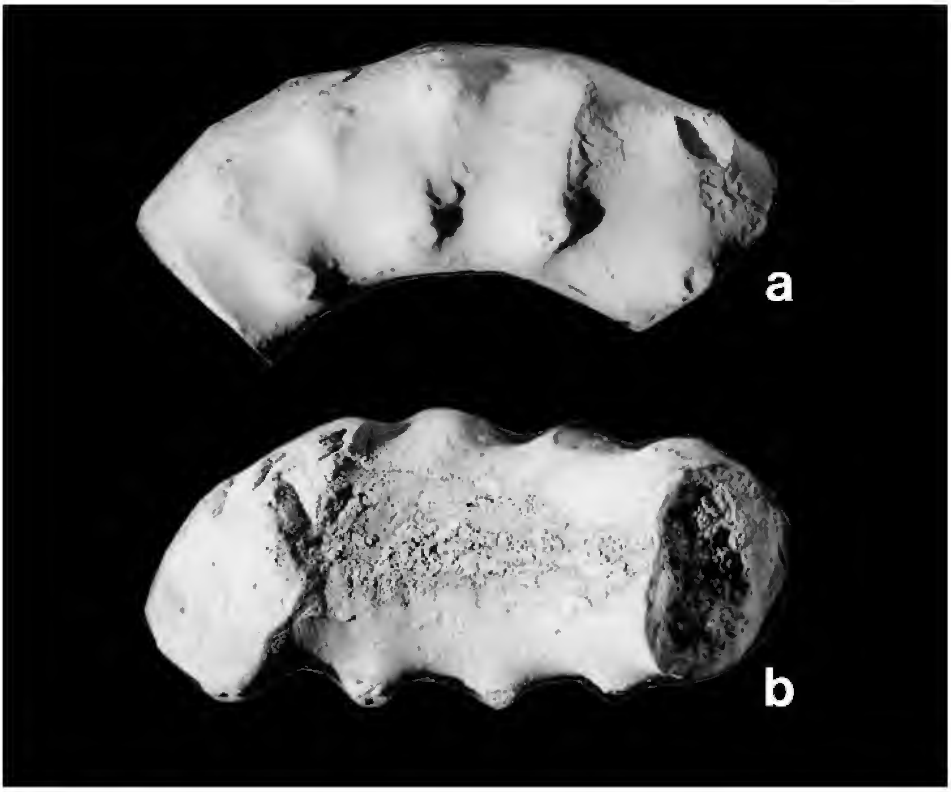


Fig. 7. *Hybonoticeras* ex gr. *crassicostatum/robustum*, lateral view (a) and internal view showing imprints of spines (b) of specimen figured by WELTER 1913, pl. 5, fig. 3. Upper Kimmeridgian/Lower Tithonian, Vale Ranch, northern Peru. GPIBO, without no. – x1.

cosphinctoides" *lauri*, "*Subdichotomoceras*"). The genus *Mazapilites* is endemic in Central America; its morphological affinities with European taramelliceratids like *Taramelliceras kiderleni* BERCKHEMER & HÖLDER are only homoemorphic and thus lacking phyletic or palaeobiogeographic relevance. To a lesser degree the fauna yields also Tethyan immigrants, like *Volanoceras krantzense* and *Physodoceras neoburgense*, which allow a correlation with the *Zitteli* Biozone of Argentina, or, in chronostratigraphic terms, with the (late) Semiforme Zone of the Tethyan standard zonation. Besides the single *Volanoceras* figured by VERMA & WESTERMANN (1973) from Mexico, CANTÚ CHAPA (1990: 41, fig. 2) described a single well preserved specimen of *Volanoceras* as *V. chignahuapense* CANTÚ CHAPA. Later, this specimen was assigned to *Volanoceras aesinense* (CECCA 1999; OLÓRIZ et al. 1999; VILLASEÑOR et al. 2000). We fully agree with this latter determination because of the typical coarsely ribbed inner whorls combined with the bituberculate adult stage.

From San Pedro de Gallo in the Durango District, Mexico, IMLAY (1939, pl. 6, fig. 2) determined an ammonite as "*Simoceras* sp.". This evolute specimen, however, exhibits biplicate ribs with high diverging points, so that it is neither a *Volanoceras*, nor a *Simoceras* s. str.

An ammonite fragment from Peru figured as "*Simoceras* sp." by WELTER (1913: pl. 5, fig. 1) which exhibits an extremely broad, uncrushed cross section, is surely not a simoceratid as claimed before, but a *Hybonoticeras* of the *crassicostatum/robustum* group. This is indicated by a rather weakly developed furrow on the venter, better visible on the print of the dorsal view of the last whorl. It shows perpendicularly arranged imprints of very long ventro-lateral spines (Fig. 7). This form represents, however, another interesting unique Tethyan element in South American Jurassic ammonite faunas. The age of this *Hybonoticeras* is suggested to be Early Tithonian or, even more likely, latest Kimmerigian.

6. Remarks on the genus *Simoceras* ZITTEL, 1870

In the original paper of ZITTEL (1868), his newly erected genus *Simoceras* comprised a series of six species: *Ammonites strictus* CATULLO, *Simoceras lytogyrus* ZITTEL, *Ammonites biruncinatus* QUENSTEDT, *Simoceras admirandum* ZITTEL, *Ammonites volanensis* OPPEL, and *Simoceras catrianum* ZITTEL. No type species was designated. SPATH (1925) and ROMAN (1938) erroneously considered the mentioning of *Ammonites biruncinatus* QUENSTEDT of FISCHER (1882) as an example of *Simoceras* thus the type species designation. However, as already pointed out above, the subsequent type species designation is based on SPATH (1925). GEYSSANT (1975) excluded the group of *Ammonites volanensis*, together with *Simoceras schwertschlageri* and *Simoceras aesinense*, from *Simoceras* and grouped them in a new genus *Volanoceras*, with *Ammonites volanensis* as its type species.

Ammonites biruncinatus QUENSTEDT, the type species of *Simoceras*, and *Simoceras admirandum* ZITTEL represent typical *Simoceras*. Both are said to occur in more or less the same stratigraphical interval, which is named the Admirandum/Biruncinatum Zone, an approximate equivalent of the Fallauxi Standard Zone. After examination of the surviving type material of both taxa, it became obvious, that they are closely related. The main difference seems to be the adult sculpture stage of *Simoceras biruncinatum* which consists of two narrow external rows of clavate nodes. In the preceding sculpture stage, specimens of *Simoceras biruncinatum* exhibit the same characters than in *Simoceras admirandum* with both rows of nodes being more distant and the nodes not clavate but pointed and often already starting to alternate. Another evolute simoceratid taxon is *Simoceras volanensoides* VIGH, 1984 which is very closely related to the *admirandum-biruncinatum* group and may perhaps also be conspecific. Like even the type species of *Simoceras* itself, the latter was included in a separate (sub-)genus *Simolytoceras* or *Lytogyroceras* by several authors (OLÓRIZ 1978; VIGH 1984; FÖZY 1988).

While the holotype of QUENSTEDT's *Ammonites biruncinatus* and several specimens of the ZITTEL collection exhibit a rather involute coiling, others like the specimen from the SCHAUROTH collection (Fig. 4) are much more evolute. For these variable characters both taxa could represent either different chronospecies of the same lineage, sexual dimorphs or even extreme variants of a single biospecies. New material collected bed-by-bed is needed to decide which of these possibilities is more likely. According to SANTANTONIO (1986), the group of *Simoceras admirandum/biruncinatum* exhibits a biplicate juvenile ribbing stage (see CECCA et al. 1993, pl. 2, fig. 2), although it is not fully confirmed. In few specimens of *Simo-*

ceras biruncinatum in which the inner whorls are preserved it is visible that the juvenile stage consists of rather dense, rectiradiate ribs followed by an almost smooth stage with strong prorsiradiate constrictions (Fig. 4, Pl. 6–7). Similar but better preserved specimens of *Simoceras biruncinatum*, however, were sometimes termed as *Simolytoceras volanensioides* (Vigh). Biplicate ribbing in the juvenile stage is clearly visible in *Simolytoceras subbeticum* Olóriz, 1978. The supposed although not confirmed biplicate ribbing in *Simoceras* s. str. prompted Santantonio (1986) to compare it with the "biplicate" ribbing in early whorls of *Volanoceras volanense* and corresponding microconchs. For this supposed synapomorphism, F. Cecca (pers. comm.) suggests *Ammonites volanensis* to represent a descendant of the *Simoceras biruncinatum/admirandum* group, thus being only homoeomorphic with the older *Simoceras aesinense*. As a consequence, he interprets *Volanoceras* as a junior synonym of *Simoceras* s. str. As pointed out above, the juvenile ribbing in *Volanoceras volanense* shows moderately narrow-spaced, simple ribs which often suddenly change their projection without developing pronounced constrictions at this stage. As a result, some ribs join the preceding ones forming "pseudo-bifurcations" (Fig. 5). The point of furcation of these ribs is highly variable depending on the angle and distance between the involved ribs. In *Volanoceras aesinense* the ribs of the juvenile stage are somewhat wider spaced so that such "pseudo-bifurcations" occur less frequently, and they were explicitly noticed by Geyssant (1985: 80). In the *Volanoceras* chronospecies which occur stratigraphically between *V. aesinense* and *V. volanense*, the ribbing density and also the number of "pseudo-bifurcations" in the initial stage is intermediate. The second sculptural stage in *Volanoceras volanense* is wholly different from that of *Simoceras admirandum/biruncinatum*, which is almost smooth, and also the later stages in both species have little in common other than the proverse simoceratid constrictions (see Table 1). A derivation of *Volanoceras volanense* from the *Simoceras* branch seems unlikely; the rare but now assured co-occurrence of

Table 1. Comparison of diagnostic features of *Volanoceras* Geyssant, 1985 and *Simoceras* Zittel, 1870.

Feature	***Volanoceras***	***Simoceras***
sculpture of innermost whorls	simple ribs, with occasional "pseudo-bifurcations"	biplicate ribbing
sculpture of juvenile/preadult stage	development of pointed ventro-lateral nodes, the latter may become clavate	flanks almost smooth, two rows of external nodes
sculpture of adult stage	bituberculate ribs	periumbilical nodes, clavate alternating tubercles on venter
position of external nodes	constant ventro-lateral position, not alternating	migrating to close ventral position, alternating
direction of external nodes	pointing ventrolaterally	pointing ventrally
cross section	subquadratic to trapezoidal	oval
constrictions	prorsiradiate	prorsiradiate
coiling	extremely evolute	moderately evolute
sexual dimorphism	observed but unnamed	unknown

Simoceras admirandum and *Volanoceras schwertschlageri* strongly favours our model of a *Volanoceras* chronocline beginning at the Semiforme Zone and reaching, at least, the Ponti Zone. This is concordant with GEYSSANT's view of the phylogeny of this genus.

The ancestors of *Volanoceras* are hitherto unknown. Some possibly related forms already occur in the late Early Kimmeridgian, e.g. "*Simoceras* nov. sp." figured by SARTI (1986, pl. 1, fig. 1) from the Divisum Zone of the Southern Alps. Descendants of *Volanoceras* are likely represented by the simoceratid genus *Cordubiceras* OLÓRIZ & TAVERA, 1979 which is characterized by a pronounced looped ribbing style, very similar to that of *Hybonoticeras*, and more abundant, rectiradiate constrictions.

7. References

ARKELL, W. J. (1956): Jurassic Geology of the World. XV+757 pp., 46 pls., 102 figs., 26 tables; Edinburgh & London (Oliver & Boyd).

BARTHEL, K. W. (1962): Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie der Neuburger Bankkalke. – Abh. Bayer. Akad. Wissensch., math.-naturw. Kl., N. S., **105**: 1–30, 5 pls., 4 figs.; München.

BARTHEL, K. W. & GEYSSANT, J. R. (1973): Additional Tethydian ammonites from the lower Neuburg formation (Middle Tithonian, Bavaria). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1973**: 18–36, 5 figs.; Stuttgart.

BENECKE, E. W. (1866): Ueber Trias und Jura in den Südalpen. – Geogn.-palaeont. Beitr., **1**: 1–204, 11 pls.; München.

BENETTI, A. (1977): Note biostratigrafiche al Giurassico del "Covolo di Camposilvano" nei Monti Lessini Veronesi. – Studi Trenti. Sci. nat., **54**: 227–245, 48 figs.; Trento.

BERNOULLI, D. & RENZ, O. (1970): Jurassic Carbonate Facies and New Ammonite Faunas from Western Greece. – Eclogae geol. Helvet., **63**: 573–607, 6 pls., 6 figs., 2 tables; Basel.

BURCKHARDT C. (1900): Profiles geologiques transversaux de la Cordillere Argentino-Chilienne. Stratigraphie et Tectonique. – Anales Mus. La Plata, Sec. Geol. Mineral., **2**: 1–136, 32 pls.; La Plata.

CANTÚ CHAPA, A. (1990): *Volanoceras chignahuapense* sp. nov., amonita del Titoniano inferior de Puebla, Centro de Mexico. – Rev. Soc. Mex. Paleont., **3**(1): 41–45, 3 figs.; Mexico.

CARACUEL, J., OLÓRIZ, F. & SARTI, C. (1998): Updated biostratigraphy of the Kimmeridgian and Lower Tithonian at Lavarone (Trento Plateau, Italy). Correlation for epi-oceanic Western Tethys. – Geologica et Palaeontologica, **32**: 235–251, 2 pls., 4 figs., 1 table; Marburg.

CATULLO, T. A. (1855): Intorno ad una nuova classificazione delle calcarie rosse ammonitiche delle Alpi Venete. – Mem. Ist. Venet. Sci., lett., arte, **5**: 187–241, 4 pls.; Venezia.

CECCA, F. (1986): Le genre *Richterella* AVRAM (Ammonitina, Périsphinctidés) dans le Tithonique inférieur de la bordure ardéchoise (Sud-Est de la France): dimorphisme et variabilité. – Geobios, **19**: 33–44, 1 pl., 4 figs.; Lyon.

– (1988): Ammonites méditerranéennes du Tithonique inferieur de l'Ardèche: analyse des afflux téthysiens. – Geobios, **21**: 169–186, 4 figs.; Lyon.

– (1999): Palaeobiogeography of Tethyan ammonites during the Tithonian (latest Jurassic). – Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., **147**: 1–37, 11 figs.; Amsterdam.

CECCA, F., CRESTA, S. & SANTANTONIO, M. (1983): Ammoniti del Malm dell'Appennino marchigiano conservate nel Museo del Servizio Geologico d'Italia. – Boll. Serv. geol. d'Italia, **102**: 109–132, 5 pls., 1 fig.; Roma.

CECCA, F., CRESTA, S., PALLINI, G. & SANTANTONIO, M. (1986): Biostratigrafia ed ammoniti del Dogger-Malm di Colle Tordina (Monti della Rossa, Appennino marchigiano). – Boll. Serv. geol. d'Italia, **104**: 177–204, 7 pls., 3 figs., 1 table; Roma.

–, –, –, & – (1991): Il Giurassico Umbro-Marchigiano: Progressi nel periodo 1982–1991 sulla paleontologia e biostratigrafia ad ammoniti. Riflessi sull'inquadramento degli eventi sedimentari. – Palaeopelagos, **1**: 83–112, 1 fig.; Roma.

Cecca, F. & Enay, R. (1991): Les ammonites des zones à Semiforme et à Fallauxi du Tithonique de l'Ardèche (Sud-Est de la France): stratigraphie, paléontologie, paléobiogéographie. – Palaeontographica, A, **219**: 1–87, 10 pls., 24 figs., 1 table; Stuttgart.

Colacicchi, R. & Pialli, G. (1967): Dati a conferma di una lacuna dovuta ad emersione nel Giurese di Monte Cucco (Appennino Umbro). – Boll. Serv. geol. d'Ital., **86**: 179–194, 4 figs.; Roma.

Del Campana, D. (1904): Faunula del Giura superiore di Collalto di Solagna (Bassano). – Boll. Soc. geol. Ital., **23**: 1–32, 1 pl.; Roma.

– (1905): Fossili del Giura superiore di sette Comuni in Provincia di Vicenza. – Pubb. R. Ist. Studi sup., sez. Sci. Fis. Nat., **23**: 1–137, 7 pls., 19 figs.; Firenze.

Dommergues, J.-L. (1987): L'evolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domerien basal) en Europe occidentale. – Doc. Lab. Géol. Lyon, **98**: 1–297, 12 pls., 87 figs., 5 tables; Lyon.

Enay, R., Bourbon, M. & Graciansky, P. de (1979): Diachronisme des faciès Ammonitico-rosso dans la zone briançonnaise (région de Briançon). – Symp. "Sédimentation jurassique W européen". – Association des Sédimentologistes français, Publ. spéc., **1**: 135–143; Paris.

Fischer, P. (1882): Manuel de conchyliologie et du paléontologie conchyliologique, **4**: 305–416, figs. 106–201; Paris (Savy).

Főzy, I. (1987): Upper Jurassic ammonite biostratigraphy in the Transdanubian Central Range (Hungary). Preliminary results. – Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Geol., **27**: 67–78, 3 pls.; Budapest.

– (1988): Tithonian ammonites (Oppeliidae, Haploceratidae and Simoceratidae) from the Transdanubian Central Range, Hungary. – Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Geol., **28**: 43–119, 15 pls., 18 figs.; Budapest.

– (1989): Felsőjura ammonitesz biosztratigráfia a Bakony hegységben. – Földtani Közlöny, Bull. Hung. geol. Soc., **119**: 133–156, 5 pls., 6 figs.; Budapest.

– (1990): Ammonite succession from the three Upper Jurassic sections in the Bakony Mts. (Hungary). – *In*: Pallini, G., Cecca, F., Cresta, S. & Santantonio, M. (eds.): Atti II. Convegno Internationale Fossili Evoluzione Ambiente, Pergola 25–30 ottobre 1987, p. 323–339, 5 pls., 4 figs.; Pergola.

Főzy, I., Kázmér, M. & Szente, I. (1994): A unique Lower Tithonian fauna in the Gerecse Mts., Hungary. – Palaeopelagos, spec. Publ., **1**: 155–165, 2 pls., 2 figs.; Roma.

Gemmellaro, G. G. (1871): Studii paleontologici sulla fauna del calcare a *Terebratula janitor* del Nord di Sicilia. – Giorn. Sci. nat. Econ., **6**: 237–252; Palermo. – [1871a]

– (1871): Sopra alcuni Cefalopodi del Titonio inferiore di Sicilia. – Atti Acc. Gioenia Sci. nat., **5**: 55–67; Catania. – [1871b]

– (1871): Studii paleontologici sulla fauna del calcare a *Terebratula janitor* del Nord di Sicilia, parte I. VIII+56 pp., 12 pls.; Palermo (Lao). – [1871c]

Gerth H. (1925): Contribuciones a la estratigrafía y paleontología de los Andes Argentinos. I: Estratigrafía y distribución de los sedimentos mesozoicos en los Andes Argentinos. – Actas Acad. nac. Cienc. Rep. Argentina, **9**(1–2): 7–55, 18 pls., 1fig.; Córdoba.

Geyssant, J. R. (1985): Révision taxonomique du genre d'ammonites téthysien *Simoceras* et création d'un nouveau genre *Volanoceras* (Ammonitina, Simoceratidae). – Geobios, **18**: 677–680; Lyon.

– (1988): Diversity in Mode and Tempo of Evolution within one Tithonian Ammonite Family, the Simoceratids. – *In*: Wiedmann, J. & Kullmann, J. (eds.): Cephalopods – Present and Past, p. 79–88, 3 figs.; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1997): Tithonien. – *In*: Cariou, E. & Hantzpergue, P. (eds.): Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen. Zonations parallèles et distribution des invertébres et microfossiles. – Bull. Centre Rech. Elf. Explor. Prod., Mém., **17**: 97–102, 2 pls., 1 table; Pau.

Geyssant, J. R. & Mascle, G. (1970): Deux gisements fossilifères du Tithonique des monts Sicani (Sicile occidenttale). – C. R. som. Séances Soc. géol. France, **1970/6**: 213–214, 1 fig.; Paris.

Groeber, P. (1952): Mesozoico. – *In*: Sociedad Argentina de Estudios Geográficos (ed.): Geografía de la República Argentina, **2**: 349–541; Buenos Aires.

Imlay R.W. (1939): Upper Jurassic ammonites from Mexico. – Bull. geol. Soc. America, **50**: 1–78, 18 pls., 7 figs.; New York.

– (1942): Late Jurassic fossils from Cuba and their economic significance. – Bull. geol. Soc. America, **53**: 1417–1478, 12 pls., 4 figs., 5 tables; Washington.

INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (1999): International Code of Zoological Nomenclature (4th ed.). XXIX+306 pp.; London (The Natural History Museum).

JELETZKY, J. A. (1989): Age of Neuburg Formation (Bavaria, Federal Republic of Germany) and its correlation with the Subboreal Volgian and Mediterranean Tithonian. – Newsl. Stratigr., **20**: 149–169, 2 figs; Berlin & Stuttgart.

KAISER-WEIDICH, B. & SCHAIRER, G. (1990): Stratigraphische Korrelation von Ammoniten, Calpionellen und Nannoconiden aus Oberjura und Unterkreide der Nördlichen Kalkalpen. – Eclogae geol. Helvet., **83**: 353–387, 5 pls., 2 figs., 2 tables; Basel.

KILIAN, W. (1889): Mission d'Andalousie. II: Etudes paléontologiques sur les Terrains Secondaires et Tertiaires de l'Andalousie. – Mém. Acad. Sci. Inst. France, **30**: 601–751; Paris.

KLINGENBERG, C. P. (1998): Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. – Biol. Rev., **73**: 79–123; Cambridge.

KRANTZ, F. (1926): Die Ammoniten des Mittel- und Obertithons. – *In*: JAWORSKI, E., KRANTZ, F. & GERTH, H. (eds.): Beiträge zur Geologie und Stratigraphie des Lias, Doggers, Tithons und der Unterkreide im Süden der Provinz Mendoza (Argentinien). – Geol. Rdsch., **17a**: 427–462, 4 pls., 10 figs.; Berlin.

– (1928): La fauna del Titono superior y medio en la parte meridional de la Provincia de Mendoza. – Actas Acad. nac. Ciencias Rep. Argentina, **10**: 1–57, 4 pls.; Córdoba.

KUTEK, J. & WIERZBOWSKI, A. (1979): Lower to Middle Tithonian ammonite succession at Rogoźnik in the Pieniny Klippen Belt. – Acta geol. Polon., **29**: 195–205, 3 figs., 2 tables; Warszawa.

– & – (1986): A new account on the Upper Jurassic stratigraphy and ammonites of the Czorsztyn succession, Pieniny Klippen Belt, Poland. – Acta geol. Polon., **36**: 289–316, 2 pls., 4 figs., 4 tables; Warszawa.

LEANZA, H. A. (1980): The Lower and Middle Tithonian ammonite fauna from Cerro Lotena, province of Neuquén, Argentina. – Zitteliana, **5**: 1–49, 9 pls., 10 figs.; München.

– (1981): Faunas de ammonites del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior de América del Sur, con especial consideración de la Argentina. – *In*: VOLKHEIMER, W. & MUSACCHIO, E. A. (eds.): Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur, **2**: 559–597; 6 figs., 5 tables; Buenos Aires (Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico). – [1981a]

– (1981): The Jurassic-Cretaceous boundary beds in west central Argentina and their ammonites zones. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **161**: 62–92, 3 figs.; Stuttgart. – [1981b]

LEANZA, H. A. & OLÓRIZ, F. (1987): Presencia del género *Simocosmoceras* SPATH (Cephalopoda-Ammonoidea) en el titoniano andino y su significado paleobiogeográfico. – Ameghiniana **24**(3–4): 203–209, 3 figs.; Buenos Aires.

LEANZA, H. A. & HUGO, C. A. (1977): Sucesión de ammonites y edad de la Formación Vaca Muerta y sincrónicas entre los paralelos 35° y 50° l. s., Cuenca Neuquina-Mendocina. – Rev. Asoc. geol. Argent., **32**: 248–264, 2 figs.; Buenos Aires.

LEANZA, H. A. & ZEISS A. (1990): Upper Jurassic Lithographic Limestones from Argentina (Neuquén Basin): Stratigraphy and Fossils. – Facies, **22**: 169–186, 3 pls., 4 figs., 1 table; Erlangen.

– & – (1992): On the ammonite fauna of the Lithographic Limestones from Zapala region (Neuquén province, Argentina), with the description of a new genus. – Zbl. Geol. Paläont., **1992/6**: 1841–1850, 3 figs.; Stuttgart.

– & – (1994): The "lithographic limestones" of Zapala (Central Argentina) and their ammonite fauna.- Geobios, Mém. spéc., **16**: 245–250, 1 pl., 2 figs.; Lyon.

LINARES, A. & VERA, J. A. (1966): Precisiones estratigráficas sobre la serie mesozoica de Sierra Gorda, Cordilleras Béticas (provincia de Granada). – Estud. geol., **22**: 65–99, 14 pls.; Madrid.

MCNAMARA, K. J. (1982): Heterochrony and phylogenetic trends. – Paleobiology, **8**: 130–142, 6 figs.; Chicago.

– (1986): A guide of nomenclature of heterochrony. – J. Paleont., **60**: 4–13, 4 figs.; Lawrence/Kansas.

– (1992): The role of heterochrony in evolutionary trends. – *In*: MCNAMARA, K. J. (ed.): Evolutionary trends. p. 59–74, 4 figs.; London (Belhaven Press).

Meneghini, G. (1885): Nuove ammoniti dell'Appennino Centrale raccolte dal Reverendo Don A. Moriconi. – Mem. Soc. Tosc. Sci. nat., **6**: 363–382, 3 pls.; Pisa.

Nicolis, E. & Parona, C. F. (1885): Note stratigrafiche e paleontologiche sul Giura superiore della provincia di Verona. – Boll. Soc. geol. Ital., **4**: 1–97, 4 pls.; Roma.

Nicosia, U. & Pallini, G. (1977): Hermatypic corals in the Tithonian pelagic facies of Central Appennins, evidence of Upper Jurassic sea-level changes. – Geol. Romana, **16**: 243–261, 4 pls., 3 figs., 1 table; Roma.

Olóriz, F. (1978): Kimmeridgiense – Tithonico inferior en el sector central de las Cordilleras Beticas (Zona Subbetica), Paleontologia, Biostratigrafia. – Tesis Doctor. Univ. Granada, **184**, 758 pp., 57 pls., 29 figs.; Granada.

Olóriz F., Villaseñor A. B., González-Arreola C. & Westermann G. E. G. (1999): Ammonite biostratigraphy and correlations in the Upper Jurassic-Lowermost Cretaceous La Caja formation of North-Central Mexico (Sierra de Catorce, San Luis Potosí). – *In*: Olóriz, F. & Rodriguez-Tovar, F. J. (eds.): Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods p. 463–492, 13 figs.; New York (Kluwer Academic & Plenum Press Publishers).

Olóriz F. & Tavera, J. M. (1975): Sobre una interrupcion sedimentaria (Dogger – Cretaceo Inferior), en el area de Campillo de Arenas (Provincias de Granada y Jaen). Cordilleras Beticas (Zona Subbetica, sector central). – Cuad. Geol., **6**: 95–112, 5 figs.; Granada.

– (1979): Nuevo Simoceratinae – *Simoceras (Cordubiceras)* – en la base del Tithónico Superior de las Cordilleras Béticas (Zona Sub-Bética). – Tecniterrae, Rev. Esp. geol. min., **29**: 1–5, 1 pl., 1 fig.; Madrid.

– (1989): The significance of Mediterranean ammonites with regard to the traditional Jurassic-Cretaceous boundary. – Cretaceous Research, **10**: 221–237; London.

Pallini, G. & Schiavinotto, F. (1980): The Upper Jurassic coral assemblage in the Umbro-Marchean facies (Central Italy): A survey of their findings and paleoecological meaning. – *In*: Farinacci, A. & Elmi, S. (ed.): Proc. Rosso Ammonitico Symposium, Roma, 16–21 June, p. 505–519, 4 pls., 2 figs.; Roma.

Parent, H. (2001): The Middle Tithonian (Upper Jurassic) ammonoid fauna of Cañadón de los Alazanes, Southern Neuquén-Mendoza Basin, Argentina. – Bol. Inst. Fisiogr. Geol., **71**(1–2): 19–38, 10 figs.; Rosario.

Parent, H. & Capello, O. D. (1999): Amonites del Tithoniano Inferior de Casa Pincheira, Mendoza (Argentina). – Rev. Paléobiol., **18**(1): 347–353, 3 figs.; Genève.

Passeri, L. (1971): Stratigrafia e sedimentologia die calcari Giurasici del M. Cucco (Appennino Umbro). – Geol. Romana, **10**: 93–130, 25 figs.; Roma.

Ramaccioni, G. (1939): Fauna guiraliassica e cretacea de Monte Cucco e dintorni (Appennino Centrale). – Paleont. Ital., **39**: 143–214, 5 pls.; Pisa.

Riccardi, A.C. (1984): Las asociaciones de amonitas del Jurásico y Cretácico de la Argentina. – Actas Nov. Congr. Geol. Argent., **4**: 559–595, 6 tables; San Carlos de Basiloche/Argentina.

Roman, F. (1936): Le Tithonique du massif du Djurdjura (province d'Alger). – Matérial Carte géol. Algérie Paléont., **7**: 1–43, 4 pls., 8 figs.; Lyon.

– (1938): Les ammonites jurassiques et crétacées. Essai de génera. 554 pp., 53 pls., 496 figs.; Paris (Masson).

Rossi, F. (1984): Ammoniti del Kimmeridgiano superiore-Berriasiano inferiore del Passo del Furlo (Appennino Umbro-Marchigiano). – Mem. Soc. ital. Sci. nat. Mus. civ. Storia nat., **23**(3): 73–136, 8 pls., 9 figs., 2 tables; Milano.

Santantonio, M. (1986): *Simoceras volanense* (Oppel), *Simoceras aesinense* Meneghini e forme affini nel Titonico inferiore dell'Appennino umbro marchigiano. – *In*: Pallini, G. (ed.): Atti I Conv. Int. Fossili, Evoluzione, Ambiente, Pergola ottobre 1984; p. 11–35, 6 pls., 5 figs.; Pesaro.

Sarti, C. (1985): Biostratigraphie et faune à ammonites du Jurassique Supérieur de la Plateforme Atesine (Formation du Rosso Ammonitico Veronais). – Rev. Paléobiol., **4**: 321–330, 2 pls.; Genève.

– (1986): Faune e biostratigrafia del Rosso Ammonitico del Trentino centrale (Kimmeridgiano – Titoniano). – Boll. Soc. paleont. Ital., **23**: 473–514, 7 pls.; Modena. – [1986a]

– (1986): Considerazioni sul Rosso Ammonitico Veronese del Col Santino (M. Pasubio) e raffronti con altre successioni del Trentino. – *In*: Pallini, G. (ed.): Atti I Conv. Int. Fossili, Evoluzione, Ambiente, Pergola ottobre 1984; p. 63–66, 1 pl., 2 figs.; Pesaro.

– (1995): *Ptychophylloceras bisulcatum* (Ammonoidea): nuova specie di Phylloceratidae nel Tithoniano del "Trento Plateau" (Alpi Meridionali, Italia). – Mem. Sci. geol., **47**: 245–251, 2 pls., 3 figs.; Padova.

SCHAUROTH, C. v. (1865): Verzeichniss der Versteinerungen im Herzoglichen Naturaliencabinet zu Coburg. No.1 bis 4328. XV+327 pp., 30 pls.; Coburg (Dietz'sche Hofbuchdruckerei).

SCHERZINGER, A. & SCHWEIGERT, G. (1999): Die Ammoniten-Faunenhorizonte der Neuburg-Formation (Oberjura, Südliche Frankenalb) und ihre Beziehungen zum Volgium. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **39**: 3–12, 1 pl., 1 fig.; München.

SCHLEGELMILCH, R. (1994): Die Ammoniten des süddeutschen Malms. VII+297 pp., 73 pls.; Stuttgart, Jena & New York (Fischer).

SCHLOENBACH, U. (1867): Tithonische Fauna in Spanien, verglichen mit der Südtirols. – Verh. k. k. geol. Reichsanst., **1867/12**: 254–255; Wien.

SCHNEID, T. (1915): Die Ammonitenfauna der obertithonischen Kalke von Neuburg a. d. Donau. – Geol. Paläont. Abh., N. F., **13/5**: 303–416, 13 pls., 1 fig.; Jena.

– (1916): Die Geologie der Fränkischen Alb zwischen Eichstätt und Neuburg a. D. – Geogn. Jh., **27** (1914): 59–172, 9 pls.; München.

SCHWEIGERT, G. (1997): Die Ammonitengattungen *Simocosmoceras* SPATH und *Pseudhimalayites* SPATH (Aspidoceratidae) im süddeutschen Oberjura. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **246**: 1–29, 6 pls., 2 figs., 2 tables; Stuttgart.

SCOTESE, C. R. (2002): Paleomap Project. http://www.scotese.com

SEYFRIED, H. (1978): Der subbetische Jura von Murcia (Südost-Spanien). – Geol. Jb., B, **29**: 3–201, 8 pls., 36 figs.; Hannover.

SPATH, L. F. (1925): On the collection of fossils and rocks from Somaliland made by Messrs. B. K. W. WYLLIE, B. Sc., F. G. S., and W. R. SMELLIE, D. Sc, F. R. S., part. VII. Ammonites and Aptychi. – Monogr. geol. Depart. Hunterian Mus., **1**: 111–164, 2 pls., 12 figs.; Glasgow.

– (1950): A new Tithonian Ammonoid Fauna from Kurdistan, Northern Iraq. – Bull. Brit. Mus., Geol., **1**: 96–137, 5 pls.; London.

STEUER, A. (1897): Argentinische Jura-Ablagerungen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Geologie und Paläontologie der argentinischen Anden. – Paläont. Abh., N.F., **3/3**: 129–222, 24 pls., 7 figs., 1 map; Jena.

TAVERA, J. M. (1985): Les ammonites del Tithónico superior-Berriasense de la Zona Subbética (Cordilleras Béticas). – Tesis doct. Univ. Granada, 1–381, 49 pls., 44 figs.; Granada.

THIEULOY, J.-P. (1963): Nouveaux apports à la faune tithonique du Col du Lauzon (Hautes-Alpes). – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Grenoble, **39**: 283–300, 2 pls., 4 figs.; Grenoble.

TOULA, F. (1907): Die Acanthicus-Schichten im Randgebirge der Wiener Bucht bei Gießhübel. – Abh. k.k. geol. Reichsanst., **16/2**: 1–120, 19 pls., 32 figs.; Wien.

VERMA, H. M. & WESTERMANN, G. E. G. (1973): The Tithonian (Jurassic) Ammonite Fauna and Stratigraphy of Sierra Catorce, San Luis Potosi, Mexico. – Bull. Amer. Paleont., **63/277**: 107–320, 34 pls., 32 figs., 6 tables; Ithaca/New York.

VIGH, G. (1984): Die biostratigraphische Auswertung einiger Ammoniten-Faunen aus dem Tithon-Berrias des Gerecsegebirges. – Ann. Inst. Geol. Publ. Hungar., **67**: 5–210, 14 pls., 25 figs., 7 tables; Budapest.

VILLASEÑOR, A. B., OLÓRIZ, F. & GONZÁLEZ-ARREOLA, C. (2000): Recent Advances in Upper Jurassic (Kimmeridgian – Tithonian Ammonite Biostratigraphy of North-Central Mexico Based on Recently Collected Ammonite Assemblages. – *In*: HALL, R. L. &. P. L. SMITH (eds.): Advances in Jurassic Research 2000. – GeoResearch Forum, **6**: 249–261, 3 figs.; Zürich.

WELTER, O. A. (1913): Beiträge zur Geologie und Palaeontologie von Südamerika. XIX. Eine Tithonfauna von Nord-Perú. – N. Jb. Mineral., **1913**: 29–42, 1 pl., 3 figs.; Stuttgart.

WENDT, J. (1971): Genese und Fauna submariner sedimentärer Spaltenfüllungen im mediterranen Jura. – Palaeontographica, A, **136**: 122–192, 4 pls., 20 figs., 7 tables; Stuttgart.

WIERZBOWSKI, A. (1990): The taxonomy and phylogenetic significance of Early Tithonian ammonites of the genus *Protancyloceras* SPATH from the Pieniny Klippen Belt (Carpathians, Poland). – *In*: PALLINI, G., CECCA, F., CRESTA, S. & SANTANTONIO, M. (eds.): Atti II. Convegno Internationale Fossili Evoluzione Ambiente, Pergola 25–30 ottobre 1987, p. 479–489, 2 pls., 5 figs.; Pergola.

ZITTEL, K. A. v. (1968): Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. – Paläont. Mitt. Mus. kgl. Bayer. St., **2**: VIII+118 pp., 24 pls.; Stuttgart.

– (1870): Die Fauna der aelteren Cephalopoden führenden Tithonbildungen. – Palaeontographica, Suppl., **1**: VII+192 pp., 15 pls.; Stuttgart.

Addresses of the authors:

Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: schweigert.smns@naturkundemuseum-bw.de

Armin Scherzinger, Hewenstr. 9, 78194 Immendingen-Hattingen, Germany.
E-mail: Armin.Scherzinger@t-online.de

Horacio Parent, Laboratorio de Paleontología, Universidad Nacional de Rosario, Pellegrini 250, 2000 Rosario, Argentina.
E-mail: parent@fceia.unr.edu.ar

Plate 1

Fig. 1. *Volanoceras aesinense* (MENEGHINI). Cabra, Prov. Cordoba, southern Spain; Lower Tithonian, Semiforme Zone. SMNS no. 64663. – x1.

Fig. 2. *Volanoceras aesinense* (MENEGHINI). La Rocchetta near Arcevia, Central Apennines, Italy; Lower Tithonian, Semiforme Zone. BSPM no. 1964 XXIV 3. – x1.

Fig. 3. *Volanoceras* cf. *aesinense* (MENEGHINI). La Rocchetta near Arcevia, Central Apennines, Italy; Lower Tithonian, Semiforme Zone. BSPM no. 1964 XXIV 5. – x1.

Fig. 4. *Volanoceras aesinense* (MENEGHINI). Rogoźnik, Polish Carpathians, Czorsztyn Formation, Rogoźnik Coquina Member, bed 12 of section in KUTEK & WIERZBOWSKI 1986, table 2; WIERZBOWSKI 1990, fig. 3; Lower Tithonian, Semiforme Zone (photograph provided by courtesy of A. WIERZBOWSKI). – x2.

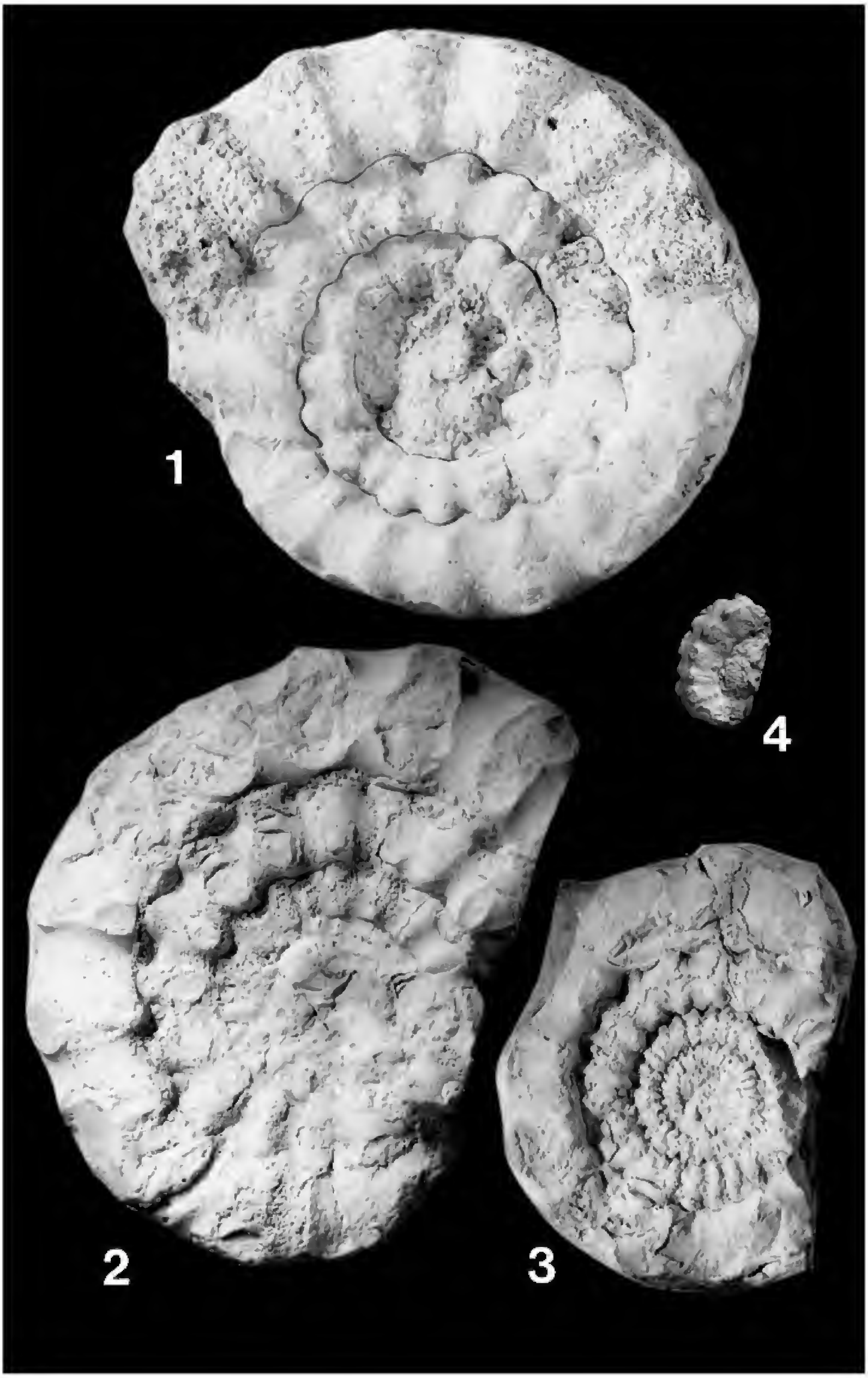

1
4
2
3

Plate 2

Fig. 1. *Volanoceras krantzense* CANTÚ CHAPA. Llanos de la Vita SW Cieza, Prov. Murcia, Southern Spain; Lower Tithonian, late Semiforme Zone. a: lateral view, b: ventral view. SMNS no. 64664. – x1.

Fig. 2. *Volanoceras krantzense* CANTÚ CHAPA, holotype (= *Simoceras* aff. *Volanense* OPP. *in*: KRANTZ 1928, pl. 3, fig. 7.). Las Brujas, Bardas Blancas, Prov. Mendoza, Neuquén-Mendoza Basin, Argentina; *Zitteli* Biozone (~ late Semiforme Zone); GPIBO. – x1.

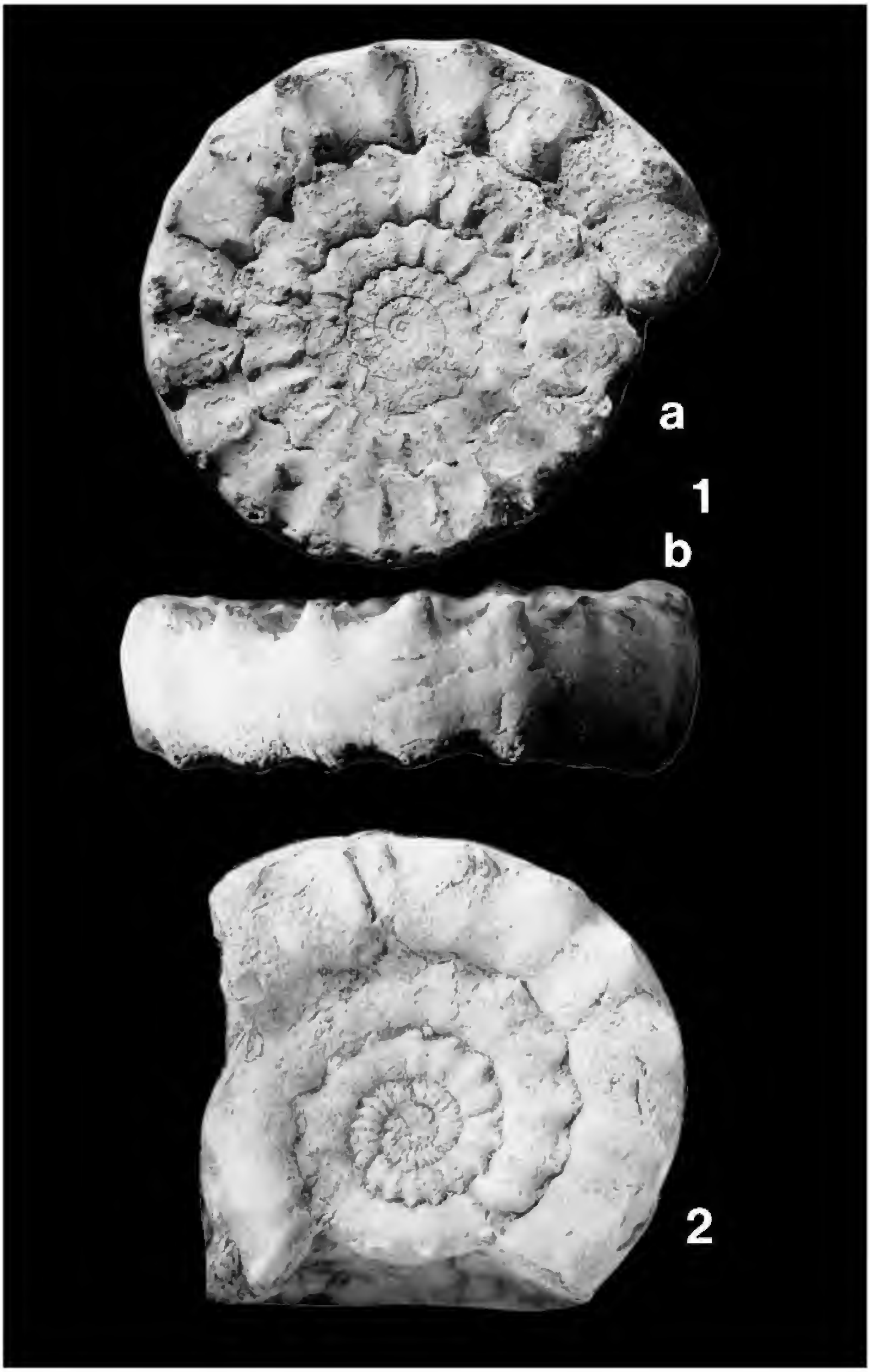

a
1
b
2

Plate 3

Fig. 1. *Volanoceras schwertschlageri* (SCHNEID), holotype. Neuburg Formation, Unterhausen member, bed x; Lower Tithonian, *Ciliata* Zone, *Penicillatum* horizon. BSPM no. 1913 IX 200. – x1.

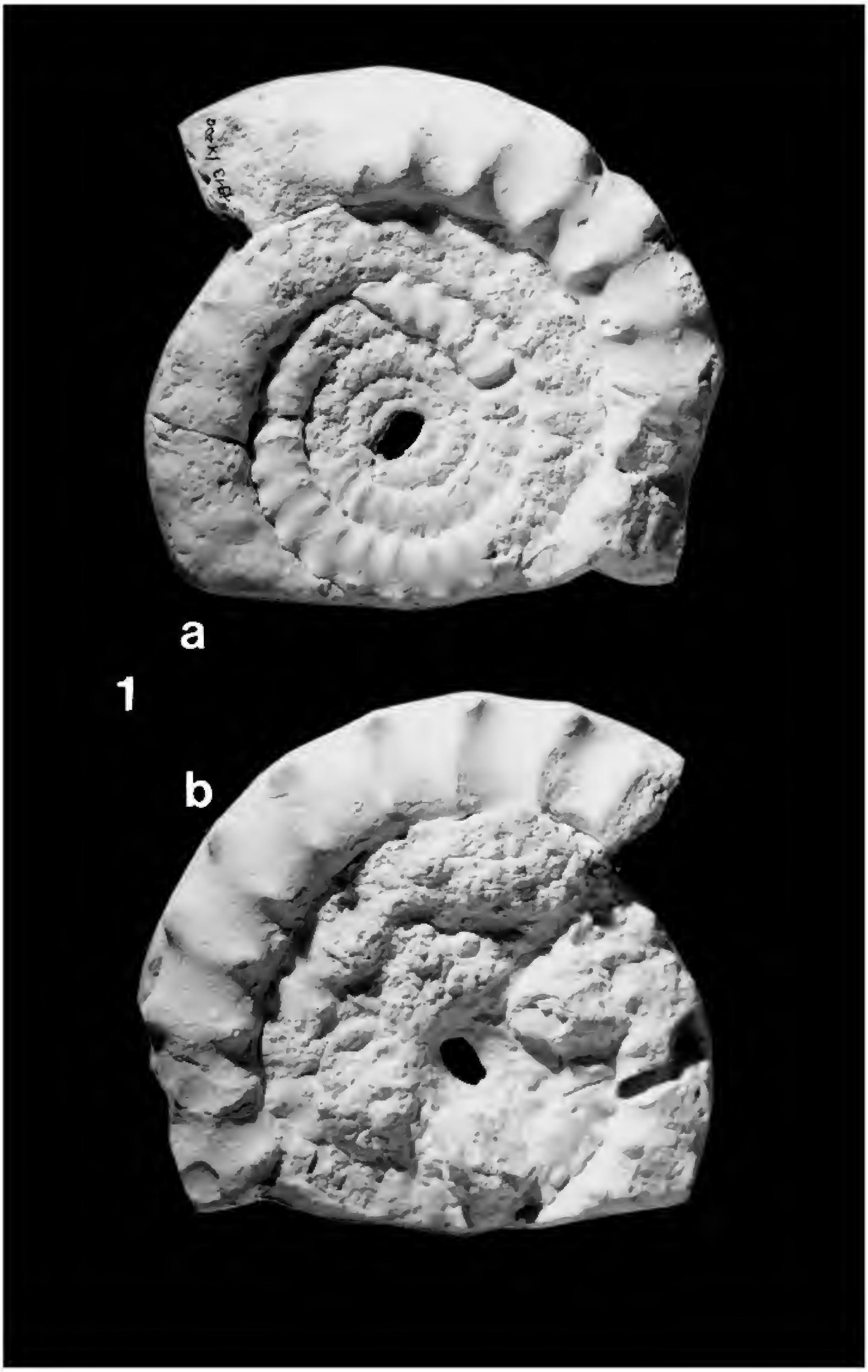

a
1
b

Plate 4

Fig. 1–3. *Volanoceras schwertschlageri* (Schneid). Barranco del Tollo near Caravaca, Prov. Murcia, southern Spain; Lower Tithonian, Fallauxi Zone (same bed as *Simoceras biruncinatum*, Pl. 6, Fig. 2). SMNS no. 64665/1–3. – x1.

Fig. 4–5. *Volanoceras schwertschlageri* (Schneid). Sierra de Ricote near Cieza, Prov. Murcia, southern Spain; Lower Tithonian, probably Fallauxi Zone. SMNS no. 64661/1–2. – x1.

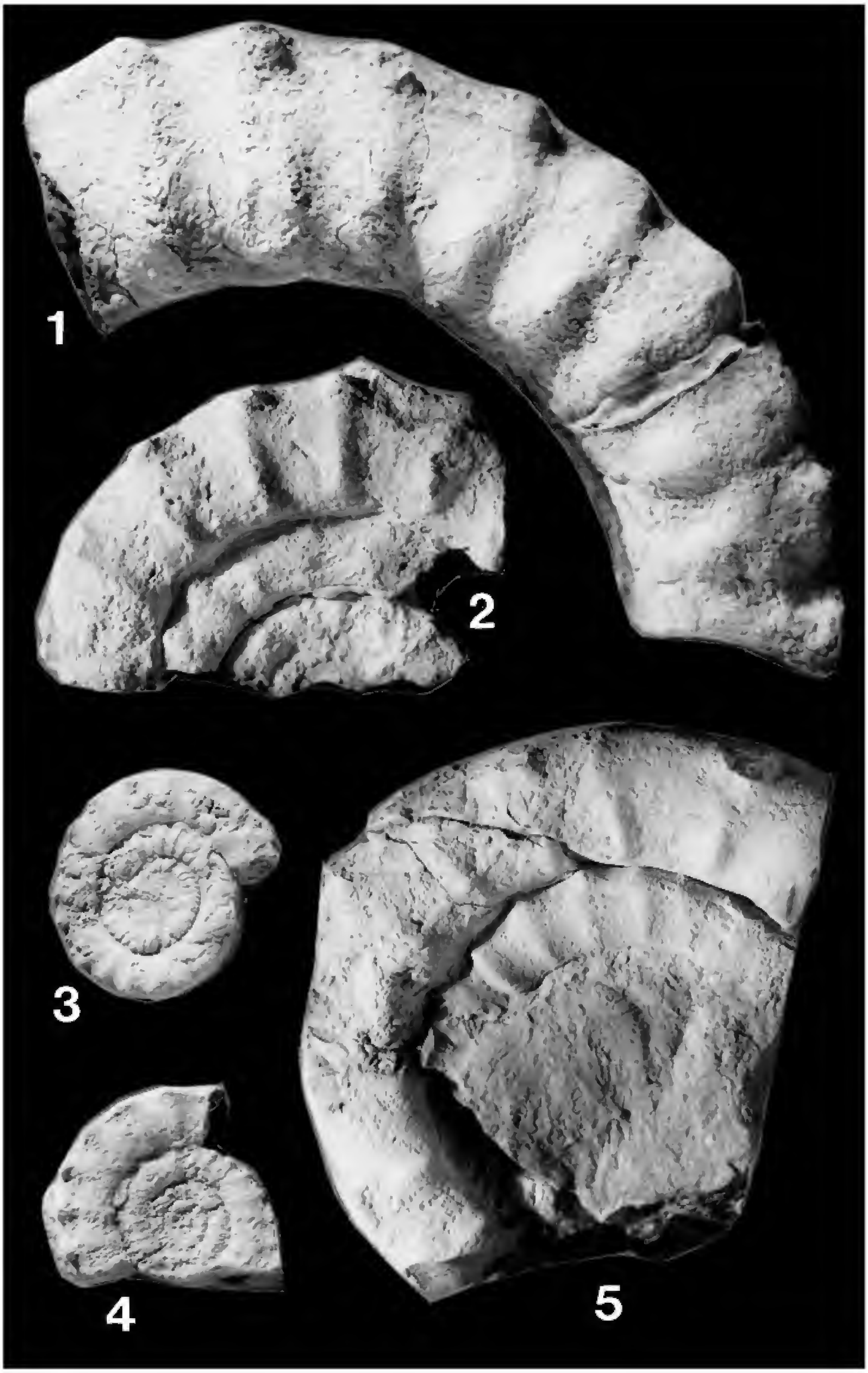
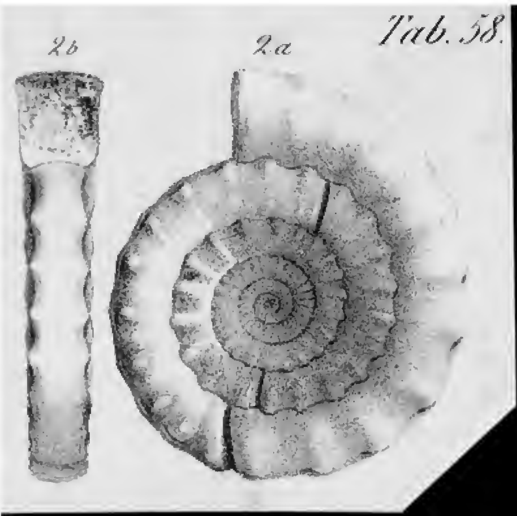

1
2
3
4
5

Plate 5

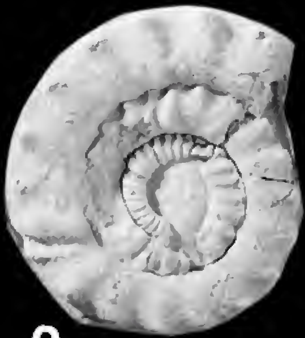
Fig. 1. *Volanoceras volanense* (Oppel), reproduction of the lectotype designated by Geyssant (1985) (from Oppel 1863, pl. 58, fig. 2; specimen destroyed during World War II). Rosso Ammonitico Superiore, Volano near Rovereto, northern Italy. – x1.

Fig. 2–3. *Volanoceras volanense* (Oppel). Cabra, Prov. Cordoba, southern Spain; Lower Tithonian, Ponti Zone. SMNS no. 64662/1–2 (coll. H. Seyfried). – x1.

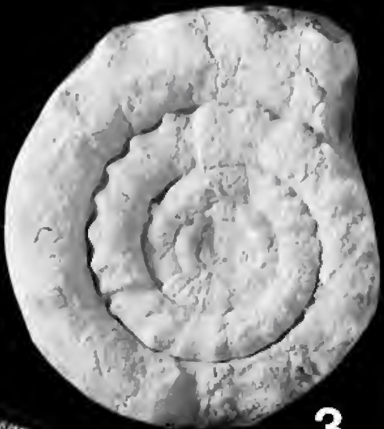
Fig. 4. *Volanoceras volanense* (Oppel), neotype. Rosso Ammonitico Superiore, Volano near Rovereto, northern Italy; Lower Tithonian, probably Ponti Zone. BSPM no. AS VIII 144. – x1.



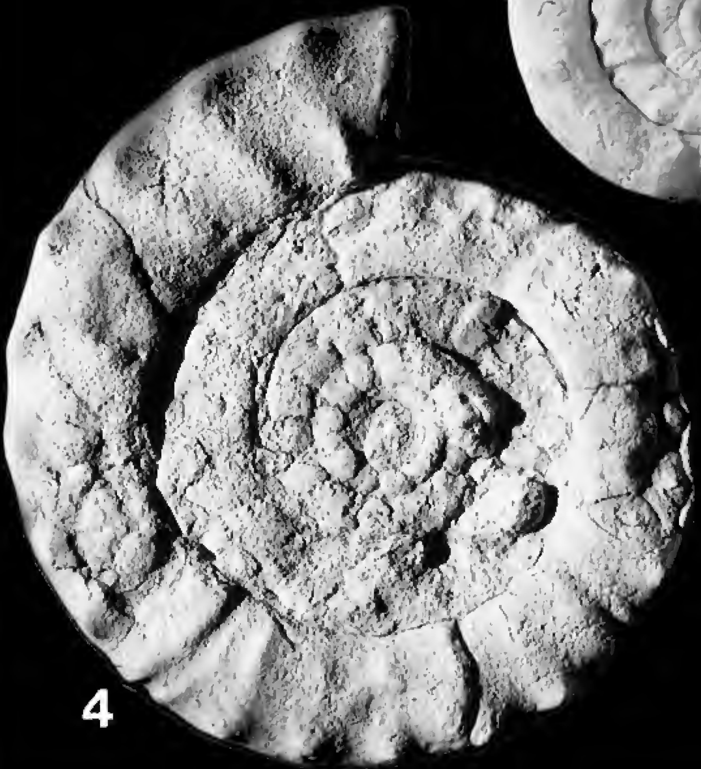
1



2



3



4

Plate 6

Fig. 1. *Simoceras biruncinatum* (Quenstedt), Orig. Zittel 1870, pl. 7(31), fig. 6. Monte Catria, Apennines, Italy; Lower Tithonian, Biruncinatum/Admirandum Zone. BSPM no. AS 1868 X 95. – x1.

Fig. 2. *Simoceras biruncinatum* (Quenstedt). Barranco del Tollo near Caravaca, Prov. Murcia, southern Spain; Lower Tithonian, Fallauxi Zone. SMNS no. 64667. – x1.

Fig. 3. *Simoceras biruncinatum* (Quenstedt). 6.5 km N of Vélez Blanco, Prov. Almería, southern Spain; Lower Tithonian, Fallauxi Zone. a: lateral view, b: ventral view. SMNS no. 64666. – x1.

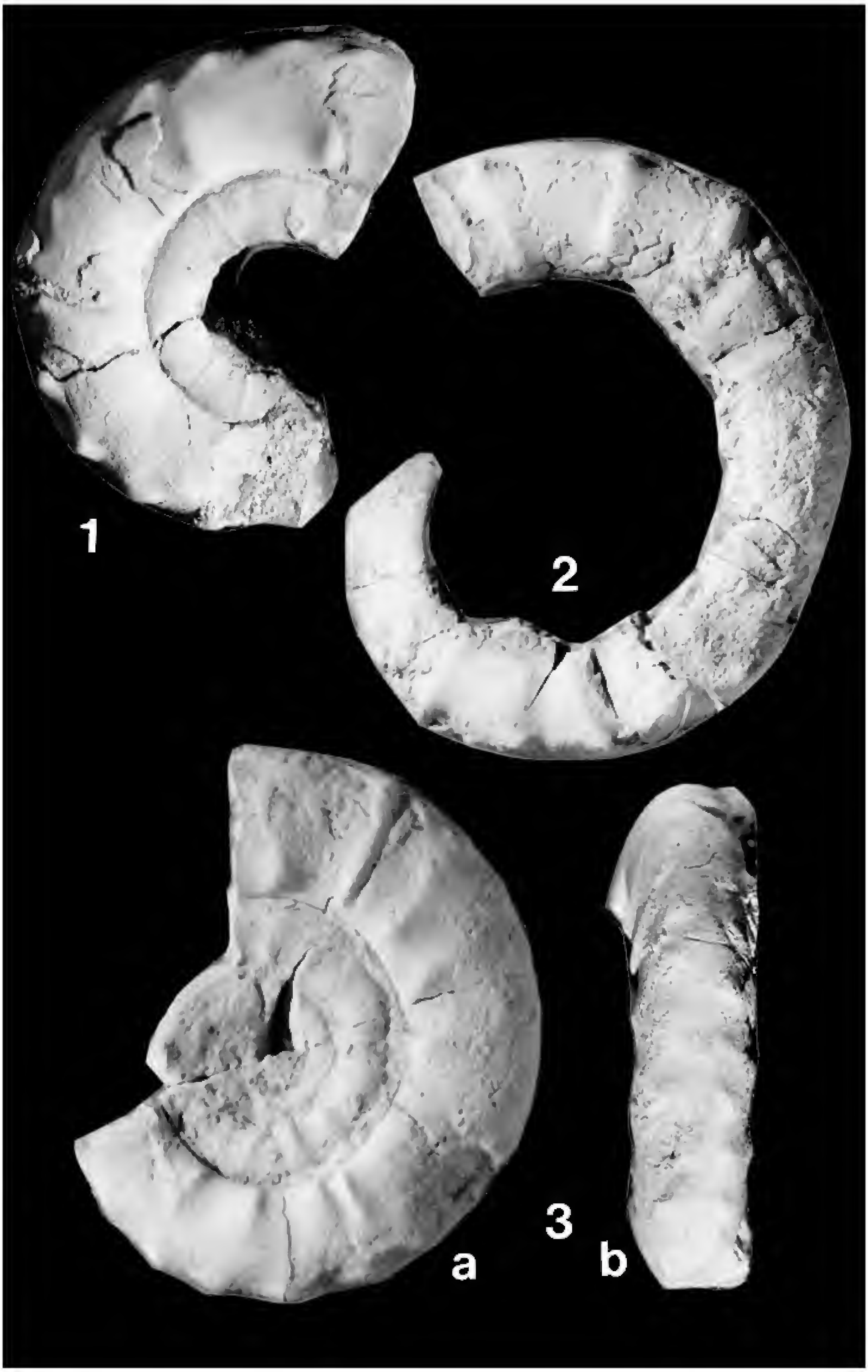

1
2
3
a
b

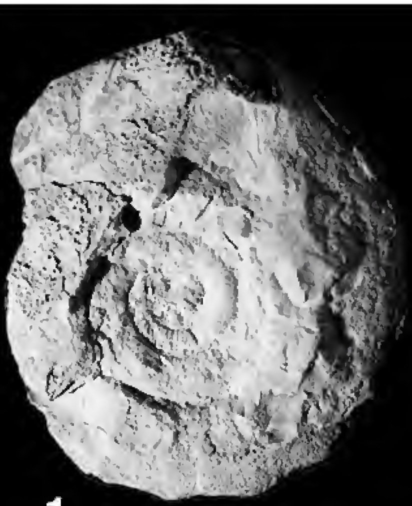
Plate 7

Fig. 1. *Simoceras* cf. *biruncinatum* (QUENSTEDT). Mount Pasubio ("P"), Col Santino section ("A"). Southern Alps; Lower Tithonian, Biruncinatum/Admirandum Zone. ICPB no. P217A.

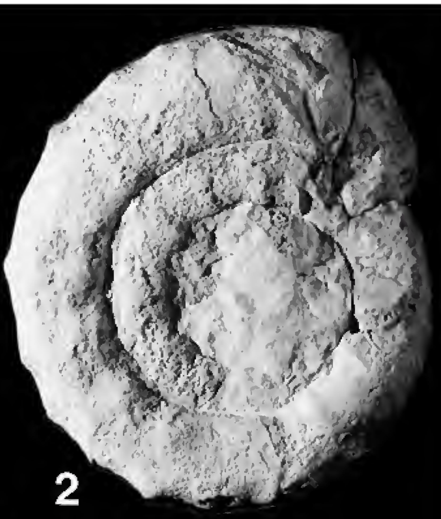
Fig. 2. *Simoceras* cf. *biruncinatum* (QUENSTEDT). Mount Pasubio ("P"), Col Santino section ("A"). Southern Alps, northern Italy; Lower Tithonian, Biruncinatum/Admirandum Zone. ICPB no. P 270 A.

Fig. 3. *Simoceras admirandum* ZITTEL. Brenzone, Mt. Baldo, northern Italy; Lower Tithonian, Biruncinatum/Admirandum Zone. IGPB, no. 1.

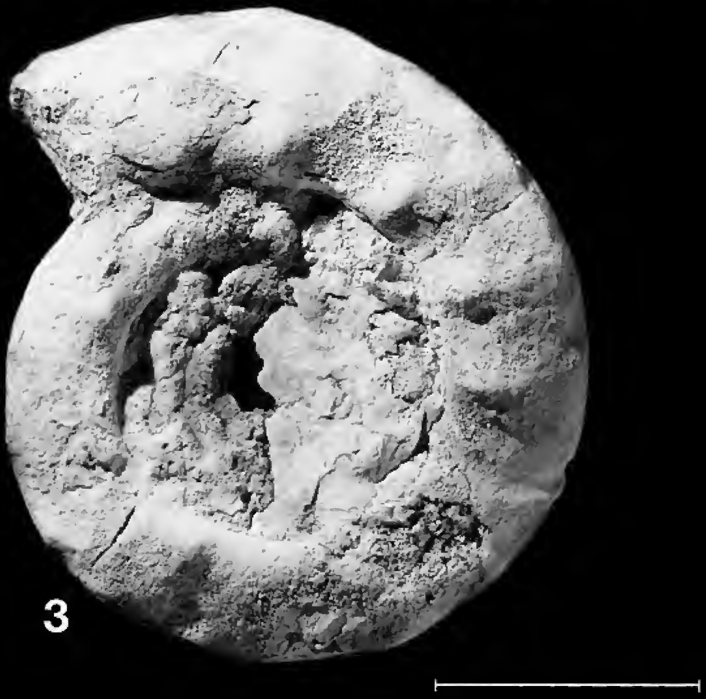
Fig. 1–3: Scale bar 4 cm.



1



2



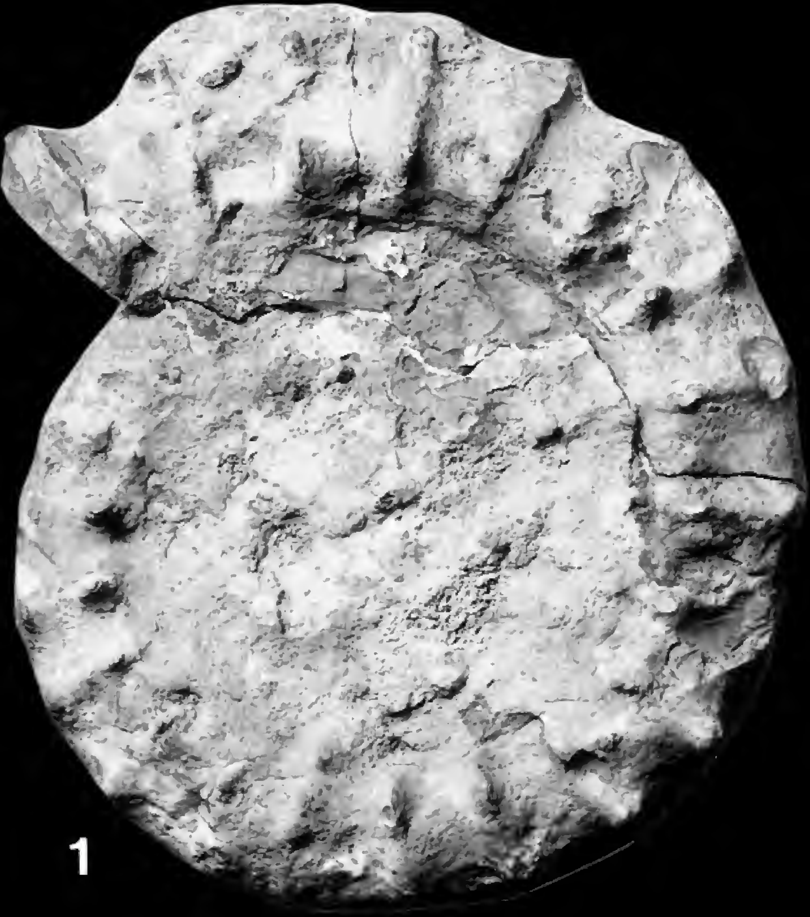
3

Plate 8

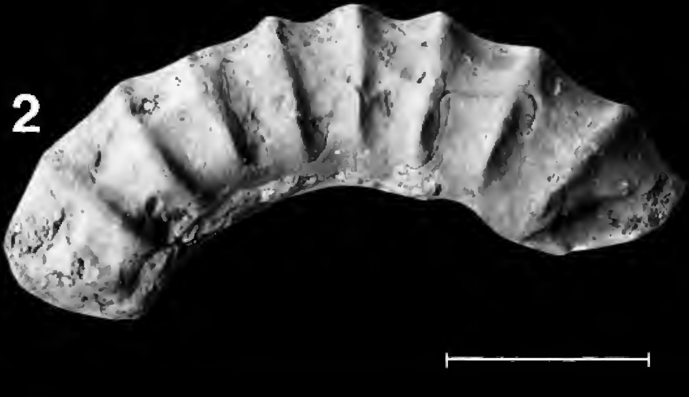
Fig. 1. *Volanoceras perarmatiforme* (SCHAUROTH), lectotype. Rosso Ammonitico Veronese Superiore, Fondi (Sette Communi), Vicentinian Alps, northern Italy; Lower Tithonian, most probably equivalent of Ponti Zone. NMC no. 3771/1.

Fig. 2. *Volanoceras perarmatiforme* (SCHAUROTH), paralectotype. Rosso Ammonitico Veronese Superiore, Fondi (Sette Communi), Vicentinian Alps, northern Italy; Lower Tithonian, most probably equivalent of Ponti Zone. NMC no. 3771/2.

Fig. 1–2: Scale bar 5 cm.



1



2

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 327	27 pp., 6 figs., 1 pl., 7 tabs.	Stuttgart, 31. 12. 2002

Pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil in the Stuttgart Collection

By André J. Veldmeijer, Leiden/The Netherlands

With 6 figures, 1 plate and 7 tables

Abstract

Bones of pterosaurs from the Cretaceous (Albian) of Brazil kept in the collection of the State Museum of Natural History in Stuttgart, Germany, are described and classified. One complete mandibula is assigned to *Criorhynchus*, three humeri and two ulnae are assigned to *Santanadactylus* and one ulna is assigned to *Coloborhynchus*. It proved not possible to determine various other bones more precisely than suborder or family. Few notes on the diagnostic status of post-cranial material in general and humeri in particular are presented.

Zusammenfassung

Knochen von Flugsauriern aus der Kreide (Alb) von Brasilien, die sich in der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart befinden, werden beschrieben und bestimmt. Ein vollständiger Unterkiefer wird zu *Criorhynchus* gestellt, drei Humeri und zwei Ulnae werden *Santanadactylus* zugewiesen, und eine Ulna wird zu *Coloborhynchus* gestellt. Es erwies sich als nicht möglich, verschiedene andere Knochen genauer zu bestimmen als auf dem Unterordnungs- oder Familien-Niveau. Einige Bemerkungen über die diagnostische Bedeutung von postcranialem Material im allgemeinen und von Humeri im besonderen werden angeführt.

Contents

1. Introduction 2
2. Systematic palaeontology 3
   2.1. Mandibula SMNS 56994 3
   2.2. Isolated humeri SMNS 55407, 55408, 55409, 55883 7
   2.3. Isolated ulnae and radii SMNS 55410, 55411, 55413, 82001 13
   2.4. Associated humerus and ulna/radius SMNS 81976 18
   2.5. Phalanges of wing finger SMNS 55412, 55415 20
   2.6. Partial front extremity SMNS 80437 22
3. Concluding remarks 24
4. Acknowledgements 24
5. Literature 25

1. Introduction

The Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart possesses various specimens of pterosaurs, Rhamphorhynchoids as well as Pterodactyloids, from Germany (Urlichs et al., 1994; Ziegler, 1992). Besides these 'native' pterosaur fossils, the collection incorporates pterosaur remains from the Santana Formation, Brazil.

The Santana Formation in Brazil was already known for its good quality of fossil fishes (see for instance Maisey, 1991) for a long time before the first pterosaur remains were described as late as the early '70 of the previous century (Price, 1971). Since then, the recovery and study of Santana pterosaurs has taken an enormous flight and the Formation proved to be one of the most prolific sites of pterosaurs in the world. Today, numerous species are described from various genera and families (for an overview see Veldmeijer, 2002).

The geology of the formation is given no attention. Ample attention is given to this topic elsewhere (for instance de Buisonjé, 1980; Kellner & Tomida, 2000; Maisey, 1991; Martill et al., 1993; Wellnhofer, 1977, 1985; Wellnhofer et al., 1983).

The material in the collection of the Stuttgart museum is obtained from various people. The mandibula with the inventory number SMNS 56994 is obtained from C. Novaes Ferreira, Sao Paulo, Brazil (7–11–1990) by the Stiftung Stadt Stuttgart. The small nodule with the remnants of various arm bones, SMNS 80437, is a gift of W. Ludwig, Stuttgart (23–7–1996) and the humerus and radius with the inventory number SMNS 81976 is obtained from U. Seehuber (28–5–2001). The other bones are obtained in one transaction from a merchant in fossils, K.H. Frickhinger, but it is uncertain whether the bones belonged to one individual. Consequently, the bones are described separately.

The objective of the present work is to present a description and classification of the Brazilian pterosaur material in the collection. Additional photographs can be found at www.PalArch.nl. All bones are from the Cretaceous period, which precludes a designation as Rhamphorhynchoid pterosaurians.

Abbreviations

cap.hum.	caput humeri
cond.dors.ul.	condylus dorsalis ulnae
cond.dors.hum.	condylus dorsalis humeri
cond.vent.hum.	condylus ventralis humeri
cot.lat.	cotylus lateralis
cr.man.	crista mandibularis
dep.ra.	depressio radialis
ext.prox.	extremitas proximalis
for.pn.	foramen pneumaticum
fos.ad.can.man.	fossa aditus canalis mandibulae
f.t.l.	first tooth left
hum.	humerus
in.in.cond.	incisura intercondylaris humeri
in.ra.	incisura radialis
ole.	olecranon-like tubercle
os ang.	os angulare
os art.	os articulare
os dent.	os dentale
os pre.art.	os prearticulare
os sup.ang.	os supraangulare
pr.cot.dors.	processus cotylaris dorsalis
pr.lat.	processus lateralis
pr.med.	processus medialis
ra.	radius
scap.cor.	scapulocoracoideum
s.t.l.	second tooth left
sul.an.med.	sulcus anconaeus medialis (Wellnhofer, 1985: 121)
tub.sup.vent.	tuberculum supracondylare ventrale
tub.sup.dors.	tuberculum supracondylare dorsale
ul.	ulna

2. Systematic Palaeontology

Order Pterosauria KAUP, 1834
Suborder Pterodactyloidea PLIENINGER, 1901

The described bones are assigned to the suborder Pterodactyloidea. All described and mentioned Brazilian material is from the region of Chapada do Araripe, northeast Brazil, largely situated in the Province of Ceará; its horizon is the Santana Formation in the sense of the former Romualdo Member (Lower Cretaceous, Albian; see MARTILL et al., 1993).

2.1. Mandibula SMNS 56994

Fig. 1, Pl. 1, Tab. 1

Family Ornithocheiridae SEELEY, 1870

Genus *Criorhynchus* OWEN, 1874

Diagnosis. – *Criorhynchus* according to FASTNACHT (2001: 34). – "[...] Lower jaw with mandibular crest on the symphysis. [...] lower jaw not expanded anteriorly".

Criorhynchus mesembrinus (WELLNHOFER, 1987)
cf. *Criorhynchus mesembrinus* (WELLNHOFER, 1987)

Holotype: Cranium and mandibula BSP 1987 I 46, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich.

Diagnosis. – *Tropeognathus mesembrinus* according to WELLNHOFER (1987: 179): "*Tropeognathus* with high, rounded [...] smaller {than crista praemaxillaris} mandibular crest on the symphysis. [...] Deep groove on the mandibular symphysis. [...] lower jaws are not expanded anteriorly. Dentition with [...] 11 {sic} mandibular teeth in each side."

Remark: between [ ] not in original.

Description SMNS 56994

The mandibula is partially prepared from its calcareous matrix, exposing the lateral, anterior and ventral aspects completely and the dorsal aspect partially (only the dorsal aspects of the rami are exposed). The medial aspects of the ramii are not visible due to the matrix still in place between them. The right processus retroarticularis is partially restored whereas the left one is restored completely. The ventral edge of the crista mandibularis lacks small pieces. The teeth of the anterior part are well-preserved although some lack the buccal half. The smaller teeth more posterior (numbered 9–12) are missing, except tooth number 10 at the left side, which is still embedded in matrix.

The mandibula shows a high degree of co-ossification and the lateral aspects are characterized by the relief of the attachment areas of the different bones of the mandibula. The rami are bent slightly into medial direction. The posterior extremities, of which only the right one is preserved partially, is formed by the processus retroarticularis and expand strongly medially. Seen from posterior, the dorsal part of the processus retroarticularis shows a cotylus lateralis that occupies the entire lateromedial width without any internal divisions. The medial half of the cotylus lateralis is less broad in dorsoventral plane, relative to the lateral part. The os supraangulare forms strong dorsal boundaries of the cotylus lateralis and overhangs especially the medial half. Seen from dorsal, the os supraangulare commences at the mediodorsal aspect of the rami, at approximately 35 mm from the proximalmost border, and expands rapidly laterally, occupying the complete dorsal width of the rami at the posteriormost part.

The os articulare is not preserved but the os praearticulare forms the ventral border of the fossa aditus canalis mandibulae. The medial aspects of the rami are obscured by matrix, but seen from ventral, the posterior parts of the fossa aditus canalis mandibulae are still visible. The exact course of the os praearticulare cannot be established. The elongated os angulare commences at the reconstructed parts at the posterior aspects, the exact posterior border cannot be established, and continues, at the right side, to slightly posterior to the tenth tooth. No suture can be traced anterior to this point. A shallow groove can be traced until slightly anterior to the tenth tooth, followed by a piece of suture of the os dentale. The os dentale extends ventrally, forming a smoothly curved crista mandibularis, which continues anteriorly to the anterior aspect of the mandibula. The crista, which commences anterior to the symphysis, decreases in width continuously in ventral direction. Seen from lateral, a shale-like pattern is to discern ventral to the first up to and including the fourth tooth at the right side. Seen from dorsal, the mandibula continues in anterior direction without an increase in width. The measurements of the width vary from 21.0 mm (at the second pair of teeth) to 22.3 mm (at the third pair of teeth). The anterior aspect displays a shallow but distinct depression, venteromedial to the first pair of teeth.

The first pair of teeth is curved posterolingually and point anterodorsally. The second pair of teeth is curved posterolingually as well and the teeth point also anterodorsally, although less strongly anteriorly as the first pair of teeth. The following teeth, at least up to and including the eighth pair of teeth, display a comparable curving although less severe. They point dorsally rather than anterodorsally. The following teeth are not preserved, except the tenth tooth left. This tooth is substantially smaller and does not display curving. The alveoli of the ninth up to and including the twelfth pair of teeth are elliptical and positioned with their long axis anteroposteriorly. The alveoli are positioned at the dorsal aspect of the rami. In contrast, the alveoli of the first eight pair of teeth, which are also elliptical of shape, are placed slightly lateromedially except for the first pair of alveoli, which is placed anterodorsally. The teeth show a continuous decrease in size, based on the measurements of the alveoli, with a continuous increase in diastema size.

Tab. 1. Measurements of the mandibula, SMNS 56994 (in mm).

Length, as preserved	385
Length, reconstructed	400
Heigth at last alveolus	23.3
Width at symphysis	34.0
Largest width of rami	98.4
Depth crista, as preserved	35
Length crista	118
Width at 2nd pair of teeth	21.0
Width at 3rd pair of teeth	22.3
Width at 4th pair of teeth	21.8
Width at 5th pair of teeth	21.7

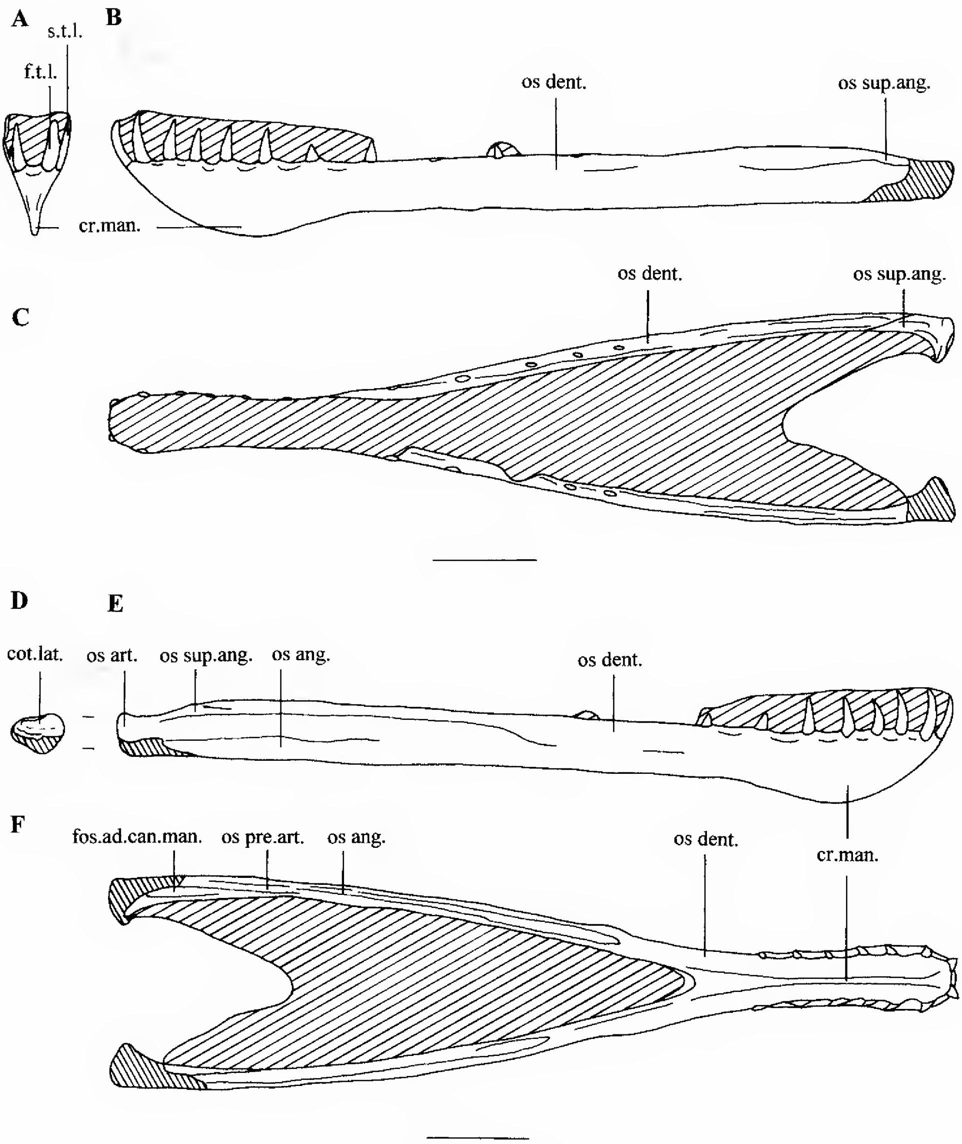

A
B
s.t.l.
f.t.l.
cr.man.
os dent.
os sup.ang.
C
os dent.
os sup.ang.
D
E
cot.lat.
os art.
os sup.ang.
os ang.
os dent.
F
fos.ad.can.man.
os pre.art.
os ang.
os dent.
cr.man.

Fig. 1. Mandibula of cf. *Criorhynchus mesembrinus* (SMNS 56994) in various aspects.
A: anterior; B: left lateral; C: dorsal; D: posterior (right side); E: right lateral; F: ventral.
Scale bars = 50 mm. Drawings by A. J. Veldmeijer/E. Endenburg.

Discussion

Few toothed pterosaurs are known from Brazil with cristae on the mandibula. *Criorhynchus mesembrinus* is published by WELLNHOFER (1987) and renamed by FASTNACHT (2001). *Coloborhynchus robustus* is also described by WELLNHOFER (1987) and renamed by VELDMEIJER (1998, see also FASTNACHT 2001). VELDMEIJER (in press) published the first *Coloborhynchus* with post-cranial material. Fossils, named as species of *Anhanguera* are described by CAMPOS & KELLNER (1985), KELLNER & TOMIDA (2000) and WELLNHOFER (1985, 1991b). Toothed species without a crista mandibularis are *Brasileodactylus*, described by KELLNER (1984), *Cearadactylus*, published by LEONARDI & BORGOMANERO (1985) and DALLA VECCHIA (1993). Possibly, *Santanadactylus*, as published by WELLNHOFER (1985, 1991b) lacks a crista as well. *Anhanguera* might have had a crista that does not commence at the anterior aspect of the mandibula but rather posterior to the anterior aspect and is therefore different (WELLNHOFER, 1991b). Recently however, it is suggested that the crista mandibularis starts anteriorly as well (see KELLNER & TOMIDA, 2000, fig. 66). Pteranodontidae do not have cristae on the mandibula. Furthermore, Pteranodontidae are edentulous, as are the Azhdarchidae, Tapejaridae and Nyctosauridae. The teeth of Dsungaripteridae and Pterodaustridae differ completely from the teeth of the discussed mandibula (MARTILL et al., 2000; WELLNHOFER, 1991a).

The general layouts of the teethed mandibulae are comparable. A comparison with crested pterosaurs shows that the curvature of the rami is less and the mandibula is shorter relative to *Coloborhynchus spielbergi* as published by VELDMEIJER (in press). The comparatively long mandibula of *Coloborhynchus robustus* show short rami relative to the present described mandibula (see also VELDMEIJER, 2002). The rami display almost no curving. The powerful teeth of *Coloborhynchus robustus*, which display a different dentition pattern, clearly distinguish *Coloborhynchus* from the Stuttgart mandibula. Furthermore, the mandibula of *Coloborhynchus* is spoon-shaped, in contrast to the straight mandibula described in the present work. One other species, *Criorhynchus mesembrinus*, has a combination of a crista mandibularis, teeth and non-expanding snout as well. The mandibula of *Criorhynchus mesembrinus* is pointed more sharply anteriorly, relative to SMNS 56994, but this is due to the lack of a small part of the left side. Both specimens have the same number of teeth (12) and a comparable dentition pattern. Note that WELLNHOFER mentions in his diagnosis erroneously 11 mandibular teeth. The curvature of the rami of *Criorhynchus mesembrinus* is slightly less strong relative to *Coloborhynchus spielbergi* but still stronger relative to SMNS 56994. The main difference between the two mandibulae is the large size difference. The compared mandibula has an estimated (because the processus retroarticularis is missing) length of 540 mm (WELLNHOFER, 1987). The length of the Stuttgart specimen is estimated at 400 mm. This means that the Munich specimen is 35 % larger than the Stuttgart specimen. Although this seems too large a difference to be explained by sexual dimorphism or intraspecific variability, there is too little known at present on these topics to exclude either of the two. On the other hand, the lack of identifiable sutures of the Munich specimen suggests a more mature animal than the Stuttgart pterosaur, which might explain the size difference. The difference in ratios (VELDMEIJER, in press) seems to support this suggestion because pterosaurs display true allometry (BROWER & VEINUS, 1981; WELLNHOFER, 1970; 1991a) but the ratios do not exclude intraspecific variability and are based on individuals only. *Criorhynchus mesembrinus* has a characteristic deep and, towards the symphysis, broad sulcus mandibularis. Because the Stuttgart mandibula is not completely freed from its matrix it is proposed, until the remaining matrix is removed and the dorsal aspect is visible, to refer to the mandibula as possible (cf.) *Criorhynchus mesembrinus*, classified to the Ornithocheiridae as explained by FASTNACHT (2001). This systematic interpretation follows FASTNACHT opposed to the classification as *Tropeognathus mesembrinus* in the clade of Anhangueridae by KELLNER & TOMIDA (2000).

2.2. Isolated humeri SMNS 55407, 55408, 55409, 55883

Fig. 2, Tab. 2

Humerus SMNS 55407

Fig. 2A

The right humerus with inventory number SMNS 55407 is incomplete (Fig. 2A). The bone is reconstructed but the transition between the reconstructed parts and bone is hard to distinguish. The reconstruction starts at least 30 mm distal to the processus lateralis and extends at least up to 60 mm proximal to the distal aspect. The reconstructions are recognised on the basis of differences of colour and texture. Furthermore, the matrix surrounding the bones might not be the original matrix. The surface is very smooth and no signs of preparation are to distinguish. The reverse of the 'nodule' has a far darker yellow colour in contrast with the colour of the matrix of the other bones, and strikes, characteristic for paintbrushes, are clearly to recognise. Consequently, there is no certainty whether the extremitas proximalis and the extremitas distalis belongs to one bone and the humerus is therefore not discussed in the present work.

Humerus SMNS 55408

Fig. 2B

Family Ornithocheiridae SEELEY, 1870/Anhangueridae CAMPOS & KELLNER, 1985

Genus, species indet.

Description SMNS 55408

The left humerus with inventory number SMNS 55408 is incomplete (Fig. 2B). The bone is still embedded in matrix and only the posterior and dorsal aspects are (partially) visible. The processus lateralis is still embedded. A large part of the processus medialis is missing. The specimen is considered isolated despite the fact that remnants of the ulna and remnants of the scapulocoracoideum are still articulated with the extremitas distalis and the extremitas proximalis respectively. Isolated from the humerus is a small, straight piece of bone, which cannot be identified due to its fragmentary state.

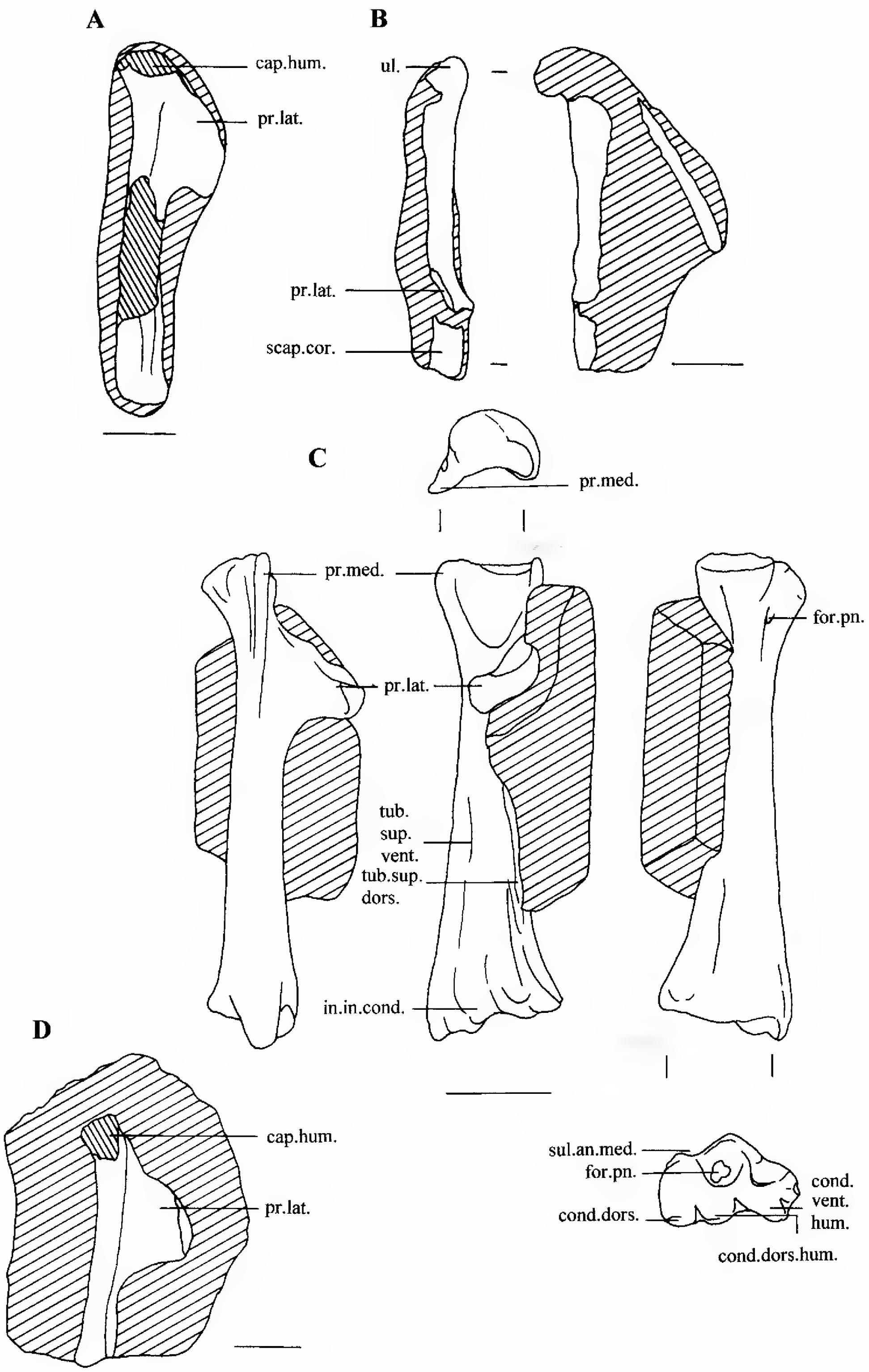
The caput humeri of SMNS 55408 describes a distinct angle compared to the corpus, not unlike SMNS 55883. A further description of the isolated left humerus SMNS 55408 is limited to the measurements (Tab. 2). The damaged state of the bones results in the lack of diagnostic features. The length of the humerus, as preserved, is 138 mm. The diameter of the corpus is approximately 17 mm.

Humerus SMNS 55409

Family Ornithocheiridae SEELEY, 1870

Genus *Santanadactylus* DE BUISONJÉ, 1980

Diagnosis. – *Santanadactylus* according to DE BUISONJE (1980: 149). – "[...] Humerus with a broad, crescent-shaped proximal articular surface, divided along an oblique line into two areas with slightly different convexity. From the proximal articular surface a gradually broadening deltopectoral radial crest is extending distally along the shaft. A rather low ulnar crest starts at the opposite side of the crescent-


A
cap.hum.
pr.lat.
B
ul.
pr.lat.
scap.cor.
C
pr.med.
pr.med.
pr.lat.
for.pn.
tub.
sup.
vent.
tub.sup.
dors.
in.in.cond.
D
cap.hum.
pr.lat.
sul.an.med.
for.pn.
cond.dors.
cond.
vent.
hum.
cond.dors.hum.

shaped proximal surface and extends distally over almost the same length as the radial crest. In the proximal part of its palmar side the humerus is slightly concave lengthwise and deeply concave perpendicular to the shaft. More distally palmar the shaft becomes convex in both directions and becomes nearly circular in cross section where the distal part of the radial crest meets the shaft. The humerus possesses a wide foramen pneumaticum, two-fifth down the ulnar crest on the convex, anconal side. [...]"

Santanadactylus araripensis Wellnhofer, 1985
Fig. 2C

Holotype: BSP 1982 I 89, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich. Largely complete skeleton.

Diagnosis. – *Santanadactylus araripensis*, according to Wellnhofer (1985: 110): "[...] Oberrand des Processus lateralis des Humerus mit Knick. [...]"
(Translation: "Upper edge of the humeral processus lateralis with bend.")

Description SMNS 55409

The left humerus with inventory number SMNS 55409 (Fig. 2C) is the best-preserved humerus in the collection and completely intact. Only superficial damage occurs on the posterior and dorsal aspects. On the other hand, still matrix is attached at the anterior and, to a lesser extend, ventral and dorsal aspects. The humerus is a strong bone with, in anterior and posterior direction expanding, proximal and distal extremities. All condylae and epicondylae are firmly fused with the humerus.

The caput humeri is angled relative to the corpus. Seen from proximal, the caput is kidney-shaped and divided in a slightly convex dorsal part and a concave ventral part. The transition between the two areas is marked by a kink. The anterior aspect is entirely and the dorsal and ventral aspects partially confined by a characteristic sharp ridge, which is more pronounced anteriorly than dorsally. A distinct but shallow ridge, relative to the afore mentioned one, separates the processus medialis from the rest of the caput.

Seen from ventral, the ventralmost extension of the strong developed processus lateralis extends diagonally distal-proximal and the most ventral tip is curved in proximal direction. This part of the processus is thicker relative to the, in posterior direction bended, ventral edge of the processes, which commences from the caput and extends towards the ventralmost, curled tip. The posteroproximal surface of the ventralmost extension of the processus lateralis is distinct concave. The ventral aspect of the humerus expands at the opposite side of the processus lateralis, i.e. the posteroventral corner. This is caused by the processus medialis. The area between the processus medialis and processus lateralis is concave and limited by the slight, but distinct ridge of the recessed ventral border of the proximal aspect. Distally, the area fades towards the posteroproximal surface of the processus lateralis. Despite

Fig. 2. Isolated humeri.
A: SMNS 55407; B: SMNS 55408; C: *Santanadactylus araripensis* (SMNS 55409) in proximal (top), posterior (left), ventral (middle), dorsal (right) and distal (bottom) views; D: cf. *Santanadactylus pricei* (SMNS 55883).
Scale bars = 50 mm. Drawings by A. J. Veldmeijer/E. Endenburg.

being partly obscured by matrix, it is good to observe that the, at the distal half situated, tuberculum supracondylare dorsale is strongly developed and 3 mm at its highest point. The tuberculum extends towards the distal aspect but the sharp ridge changes into a shallow bulging ridge more distally. It forms a separation between the flat area anteriorly and the shallow recess posteriorly. Opposite to the tuberculum supracondylare dorsale and slightly more posteriorly is another ridge visible, identified as tuberculum supracondylare ventrale, which extends towards the condylus ventralis at the distal aspect. The incisura intercondylaris separates the condylus dorsalis from the condylus ventralis.

Seen from distal, the condylus dorsalis is more pronounced and bulbous relative to the condylus ventralis and extends farther onto the ventral aspect. A shallow but broad groove separates the dorsal condyl from the ventral one. The condylus ventralis is mainly situated at the distal aspect. The large foramen pneumaticum is clover-shaped.

Seen from dorsal, two broad and shallow sulci flank a raised structure at the distal extremity. The anterior sulcus is identified as sulcus anconaeus medialis (Wellnhofer, 1985: 121), and is, seen from distal, distinct. The opposite, posterior sulcus extends into the distal aspect, forming a well defined, sharp ridge posterior to the foramen pneumaticum and anterior to the epicondylus ventralis. This ridge describes an angle of approximately 90 degree, with the angle pointed anteroventrally. Proximally, the processus medialis extends in posterior direction. A foramen inserts anterodistally in the attachment area between the processus and the corpus.

Humerus SMNS 55883

Family Ornithocheiridae Seeley, 1870

Genus *Santanadactylus* de Buisonjé, 1980

Santanadactylus pricei Wellnhofer, 1985
cf. *Santanadactylus pricei*
Fig. 2D

Holotype: BSP 1980 I 122, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich. Left front extremities.

Diagnosis. – *Santanadactylus pricei* according to Wellnhofer (1985: 132): “Eine Art der Gattung *Santanadactylus*, die kleiner ist als *S. araripensis* und *S. brasilensis*. Am Humerus keine Trochlea-Epiphyse, Processus lateralis mit geknicktem Oberrand. [...]”.

(Translation: “A species of the genus *Santanadactylus* which is smaller than *S. araripensis* and *S. brasilensis.* Humerus without epiphysis of trochlea, upper edge of the processus lateralis bent.”)

Description SMNS 55883

The right humerus with the inventory number SMNS 55883, lacks the distal half (Fig. 2D). The humerus is embedded with its posterior aspect, showing only the anterior aspect. The ventral and dorsal aspects are obscured by matrix as well. The anterior edge of the caput humeri is incomplete and the ventralmost edge of the processus lateralis is either obscured by matrix or missing.

The proximal end shows a caput humeri at a distinct angle with the corpus. The ventral edge of the processus lateralis commences at the caput and continues straight into distal direction, after which it forms the convex distalmost outcrop of the processus. The ventralmost three quarters of the distal edge of the processus is at right angles with the corpus, but the remaining quarter, closest to the corpus humeri, bends concavely towards the corpus. The length is 154 mm as preserved. The diameter of the corpus, distal to the processus lateralis, is 23.5 mm and the height of the processus lateralis 56.9 mm (Tab. 2).

Tab. 2. Measurements of isolated humeri (in mm).

SMNS 55408:	
Length, as preserved	138
Diameter corpus	approximately 17
SMNS 55409:	
Length	243
Width corpus, dorsal-ventral plane	28.4
Width corpus, anterior-posterior plane	42.9
Width proximal aspect, dorsal-ventral plane	37.3
Width proximal aspect, anterior-posterior plane	56.6
Width distal aspect, dorsal-ventral plane	43.3
Width distal aspect, anterior-posterior plane	67.7
SMNS 55883:	
Length, as preserved	154
Width corpus, dorsal-ventral plane (beginning processus lateralis)	23.5
Width corpus:maximum height processus lateralis, as preserved	56.9

Discussion

Several (parts of) humeri of Brazilian pterosaurs are published (for instance de Buisonjé, 1980; Kellner & Tomida, 2000; Frey & Martill, 1994; Veldmeijer, 2002; Wellnhofer, 1985, 1991b).

The uncertain diagnostic value of the humeri (see below) is, in the present work, further reduced by the incompleteness as well as the largely unprepared state of all but one humerus (55409). Consequently, humerus SMNS 55408 cannot be determined on genus or species level and only a tentative determination of family can be presented.

Humerus SMNS 55409 is not Azhdarchid, because the processus lateralis of Azhdarchid humeri is substantially larger and the corpus comparatively more robust (Padian & Smith, 1992). The humerus of *Coloborhynchus spielbergi* has a processus lateralis with a straight ventral edge and the ventralmost tip is not as strongly curved proximally. Furthermore, the caput lacks the distinct ridge (Veldmeijer, in press). The humeri of *Anhanguera piscator*, described by Kellner & Tomida (2000), and *Anhanguera santanae*, published by Wellnhofer (1985, 1991b), compares well with SMNS 55409. In both cases, the ventral edge of the processus lateralis is bent in posterior direction, the ventral tip of this processus is strongly curved, creating a concave posteroproximal surface; the foramen pneumaticum is placed at the same place and inserts in a comparable way. The ventral edge, however, is more concave with *Anhanguera*. The comparison of SMNS 55409 with *Santanadactylus* reveals a high degree of resemblance, comparable to the resemblance between the humerus of SMNS 55409 and *Anhanguera*. The caput of *Santanadactylus* has a distinct ridge at the proximal surface and since this lacks with *Anhanguera,* SMNS 55409 can be assigned to *Santanadactylus.* This ridge is the most important characteristic of the *Santanadactylus* humerus and forces a determination as *Santanadactylus* (see also DE BUISONJÉ, 1980; WELLNHOFER, 1991b).

The broad (in dorsal-ventral plane) caput of *Santanadactylus brasilensis,* as described by DE BUISONJÉ (1980), together with the relatively small processus medialis, the drooping ventral tip of the processus lateralis if seen from anterior and the relatively short processus lateralis differs with SMNS 55409. The main differences with *Santanadactylus pricei,* published by WELLNHOFER (1985, 1991 b), are the stronger ventral edge of the processus lateralis and the stronger angle of the caput relative to the corpus. Furthermore, the general size of *Santanadactylus pricei* is smaller. The humerus compares therefore best with *Santanadactylus araripensis,* as described by WELLNHOFER (1985), especially because of the shape of the caput, processus lateralis (seen from proximal) and the comparable layout of the various views of the distal extremity. Additional support is the fact that the sulcus anconaeus medialis, seen from distal, is as strongly developed as with SMNS 55409 and the comparable measurements.

Humerus SMNS 55883 has also more points of contact for comparison than SMNS 55408. The processus lateralis of Azhdarchid pterosaurs is substantially larger and the corpus comparatively more robust. The general size is larger as well (PADIAN & SMITH, 1992). The processus lateralis of the humeri of *Anhanguera*, as presented by WELLNHOFER (1991b) and KELLNER & TOMIDA (2000), has a strong posterior-orientated bending, which apparently lacks with SMNS 55883. The humerus of *Coloborhynchus spielbergi* has a processus lateralis with a straight ventral edge. The humeri of both species are substantially larger as well.

According to WELLNHOFER (1985), the humerus of *Santanadactylus araripensis* has a comparable processus lateralis, but a ridge pronounces the caput. This cannot be ruled out for the Stuttgart humerus. The ventral edge of the processus lateralis of *Santanadactylus brasilensis*, described by DE BUISONJÉ (1980) is far straighter and the caput is clearly separated from the corpus by a ridge. SMNS 55883 most closely resembles the humerus of *Santanadactylus pricei.* The measurements of the humeri show less difference in size relative to the humeri of other Brazilian pterosaurs and the shape of the processus lateralis is highly comparable. Furthermore, the angle of the caput which has no ridge to separate it from the corpus, is comparable. Taking the limited diagnostic value of the above used characters to distinguish humeri into account together with the condition of SMNS 55883, the humerus is tentatively classified as cf. *Santanadactylus pricei.*

The humerus SMNS 55883, as determined to be cf. *Santanadactylus pricei*, belongs according to WELLNHOFER (1985, 1991a) to the family of Ornithocheiridae, which is in contrast to the designation of *Santanadactylus* to Criorhynchidae by DE BUISONJE (1980). KELLNER & TOMIDA (2000) regard all specimens of *Santanadactylus pricei* except the holotype (BSP 1980 I 122) as 'Pterodactyloidea indet.'. Also the New York specimen (WELLNHOFER, 1991b), erroneously referred to as AMNH 22555 by the authors (ibidem: 106) whereas it should be AMNH 22552, is referred to as 'Pterodactyloidea indet.' However, classification as Ornithocheiridae is defendable, as explained by Wellnhofer (1985, 1991a). Furhermore, KELLNER & TOMIDA (2000: 104) reclassify *Santanadactylus araripensis* as *Anhanguera araripensis,* because "the preserved dorsal portion of the praemaxilla becomes gradually sharper toward the preserved rostral part of the skull, suggesting the presence of a sagittal crest, rostral to the nasoantorbital fenestra". This is not followed here, for reasons discussed elsewhere (VELDMEIJER, in press).

The comparison of the Stuttgart humerus shows a close relationship with Anhanguerid humeri (see VELDMEIJER, in press; WELLNHOFER, 1991b). However, the clade Anhangueridae as established by CAMPOS & KELLNER (1985) is considered invalid by UNWIN (2001), whereas WELLNHOFER (1991b) accepts the clade. It is beyond the scope of the present work to evaluate the validity of the different clades, but in any case it is clear that the animals assigned to either Ornithocheiridae or Anhangueridae display a very close relationship.

2.3. Isolated ulnae and radii SMNS 55410, 55411, 55413, 82001

Fig. 3, Tabs. 3, 4

Ulna SMNS 55410, ulna and radius SMNS 55411

Santadactylus pricei WELLNHOFER, 1985
cf. *Santanadactylus pricei*
Figs. 3A, B

Holotype: BSP 1980 I 122, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich. Left front extremities.

Diagnosis. – *Santanadactylus pricei*, according to WELLNHOFER (1985: 132): "[...] Radius nur halb so stark wie die Ulna. [...]".
(Translation: "Radius merely half as wide as ulna.")

Description SMNS 55410

The right ulna with the inventory number SMNS 55410 (Fig. 3A) is still embedded in matrix, exposing only the anterior aspect. The bone is badly preserved and substantial parts of the extremitas proximalis as well as the extremitas distalis are severely damaged or missing. The olecranon lacks almost entirely whereas only a small part remains of the processus cotylaris dorsalis. The proximalmost part is missing as well as the area ventral to the processus cotylaris dorsalis. An area of about 45 mm of the anterior aspect lacks the outer bone layer.

This ulna is a straight bone with dorsoventrally expanding extremitas proximalis and distalis and an elliptical cross section. The remnants of the severely damaged processus cotylaris dorsalis suggest that the processus is less strongly developed as for instance with *Coloborhynchus spielbergi*. The corpus is flattened as an imaginary continuation of the processus cotylaris dorsalis. The slightly dented area between the olecranon and processus cotylus dorsalis, the incisura radialis, is short, approximately 20 mm, and there is no trace of a pneumatic foramen at the proximalmost border. This might be due to the fact that the proximal part of the ulna lacks.

Description SMNS 55411

The preservation of SMNS 55411 (Fig. 3B) is bad. Only the proximal parts of this left ulna is preserved and still largely embedded. A substantial part of the anterior aspect and small parts of the dorsal aspects are visible. The olecranon is severely damaged and the processus cotylaris dorsalis is largely obscured. The radius is not articulated anymore but displaced. The bone is extremely badly preserved and therefore

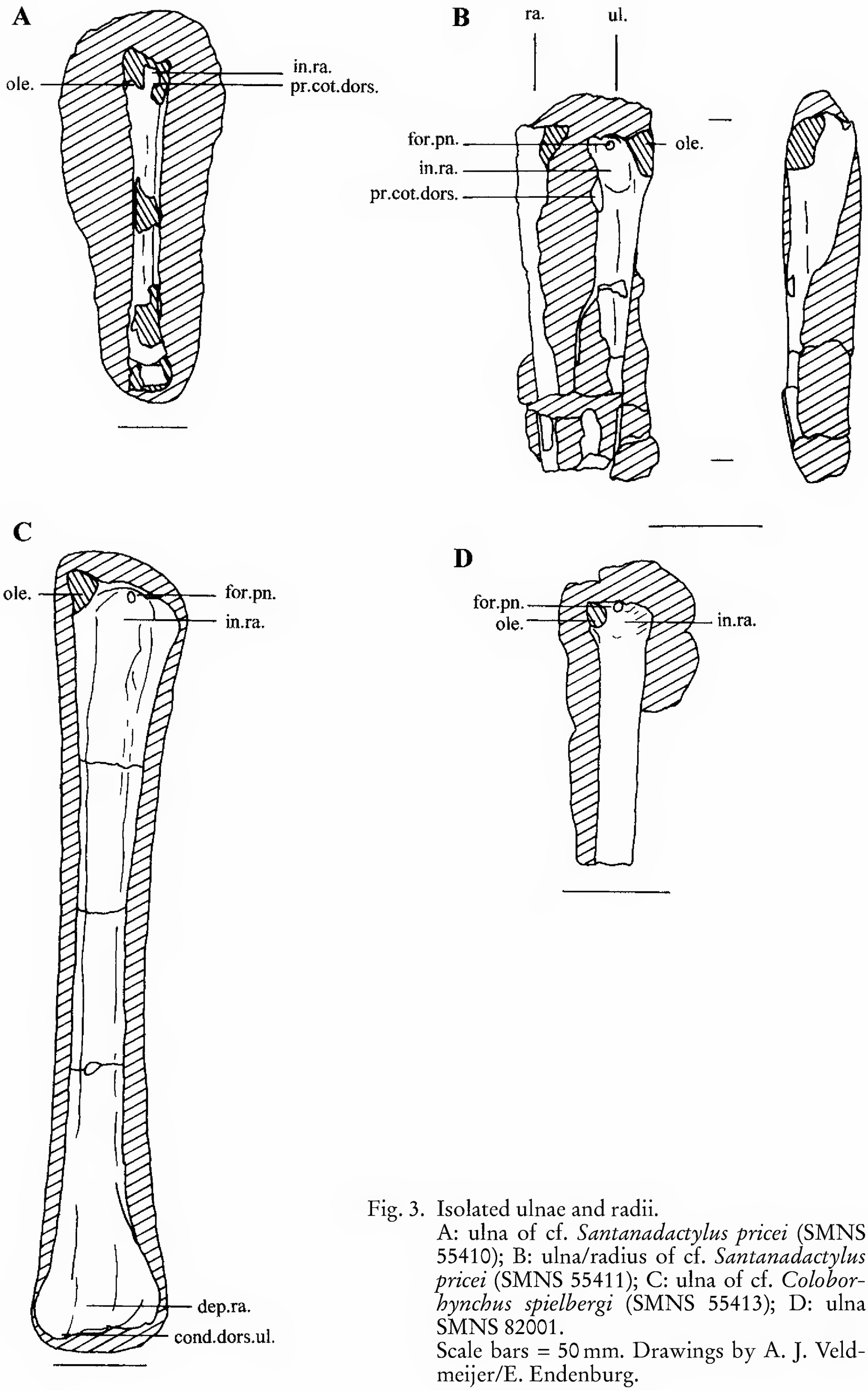

A
ole.
in.ra.
pr.cot.dors.
B
ra.
ul.
for.pn.
in.ra.
pr.cot.dors.
ole.
C
ole.
for.pn.
in.ra.
dep.ra.
cond.dors.ul.
D
for.pn.
ole.
in.ra.

Fig. 3. Isolated ulnae and radii.
A: ulna of cf. *Santanadactylus pricei* (SMNS 55410); B: ulna/radius of cf. *Santanadactylus pricei* (SMNS 55411); C: ulna of cf. *Coloborhynchus spielbergi* (SMNS 55413); D: ulna SMNS 82001.
Scale bars = 50 mm. Drawings by A. J. Veldmeijer/E. Endenburg.

of no morphological importance. The nodule is broken at two places, both at the distalmost ends of the ulna and radius.

SMNS 55411 is partly embedded in matrix, exposing a large part of its anterior aspect as well as the proximal part of its dorsal aspect. The elliptical cross section is therefore visible. The olecranon is damaged and the processus cotylaris dorsalis is obscured for its larger part. The remaining part of the processus suggests a stronger developed processus relative to SMNS 55410. The incisura radialis is deeper relative to SMNS 55410 and longer as well. Seen from anterior, a circular pneumatic foramen is situated at the proximalmost border. Seen from anterodorsal, the ulna is flattened indicated by a clear ridge.

The displaced radius of SMNS 55411 has a substantial smaller diameter relative to the ulna. The bone is too damaged to give a morphological description.

Ulna SMNS 55413

Family Ornithocheiridae Seeley, 1870/Anhangueridae Campos & Kellner, 1985

Genus *Coloborhynchus* Owen, 1874

Coloborhynchus spielbergi Veldmeijer, in press
cf. *Coloborhynchus spielbergi*
Fig. 3C

Holotype: RGM 401880, National Museum of Natural History, Leiden, The Netherlands. Nearly complete skeleton.

Diagnosis. – The diagnosis of *Coloborhynchus spielbergi* according to Veldmeijer (in press) does not include the ulna.

Description SMNS 55413

The right ulna with inventory number SMNS 55413 (Fig. 3C) is still embedded as well, only exposing the anterior aspect. This ulna is complete and in good condition, despite the crack distal to the extremitas proximalis and proximal to the extremitas distalis and the crack in the middle of the nodule. The olecranon, however, is damaged.

The right ulna SMNS 55413 is a straight bone with dorsoventrally expanding extremitas proximalis and distalis and an elliptical cross section. The processus cotylaris dorsalis is damaged but from the remnants it is clear that it was strongly developed and stronger relative to the previous discussed ulnae. Seen from anterior, a slightly elongated, circular pneumatic foramen inserts at the proximalmost border of the long (in proximal-distal plane) incisura radialis. The incisura is separated from the olecranon and proximal aspect by an elevated concave margin. The extremitas distalis shows a distally expanding depressio radialis, flanked by a low but broad cotylus dorsalis ulnae.

Ulna SMNS 82001

Family Ornithocheiridae Seeley, 1870/Anhangueridae Campos & Kellner, 1985

Genus, species indet.

Fig. 3D

Description SMNS 82001

The small fragment of bone with the inventory number SMNS 82001 (Fig. 3D) is still largely embedded and rather damaged, especially the olecranon of which the outer bone layer is lost. The anterior aspect is entirely freed from matrix and the dorsal, ventral and proximal aspects only partially. Two small pieces of bone flaked from the, in this work illustrated, fragment. The bone is identified as a right ulna.

The proximal area shows a small, circular foramen pneumaticum of only few millimeters cross section, ventral to the damaged and obscured proximal aspect. The olecranon, dorsal to the foramen, is damaged. Again ventral and proximal to the foramen is a small, but distinct bulb situated, which is separated from the foramen by a depression. The incisura radialis is small and shallow but the damaged state of the bone prohibits a more detailed evaluation. The corpus is slightly elliptical in cross section and is, as far as can be determined from the incomplete specimen, slightly bent.

Tab. 3. Measurements of ulnae and radius (in mm).

SMNS 55410 ulna:	
Length, as preserved	255
Diameter corpus (anterior)	19.7
Width extremitas proximalis, as preserved	33
Width extremitas distalis, as preserved	33
SMNS 55411 ulna:	
Length, as preserved	approximately 150
Width extremitas proximalis, as preserved	approximately 27x28
Diameter corpus	19
SMNS 55411 radius:	
Length, as preserved	approximately 150
Width extremitas proximalis, as preserved	approximately 27x11
Diameter corpus	8.3
SMNS 55413 ulna:	
Length	395
Diameter corpus (anterior)	27
Width extremitas proximalis	approximately 66
Width extremitas distalis	69
SMNS 82001 ulna:	
Length, as preserved	117
Width extremitas proximalis	approximately 29
Diameter corpus	12x18

Discussion

Few lower arm bones of Brazilian pterosaurs are published (for instance Frey & Martill, 1994; Kellner & Tomida, 2000; Veldmeijer, in press; Wellnhofer, 1985). The fact that the proximal and distal aspects are obscured, limits a classification because the morphology of ulnae and radii are, in general, highly comparable. Furthermore, the lack of published ulnae and radii hinder an extensive comparison, except for species of *Santanadactylus* (*pricei* and *araripensis*), *Coloborhynchus spielbergi* and one example of *Anhanguera*.

The ulna SMNS 55411 is substantially shorter than the ulna of *Santanadactylus araripensis* and *Anhanguera santanae*, described by WELLNHOFER (1985; 1991b); the ratio is 1:1.5 and 1.4 respectively. The difference in length with *Coloborhynchus spielbergi*, published by VELDMEIJER (2002) is even larger and is in the ratio of 1:1.6. Tentatively, it can be assumed that the differences in ratio are too large to be explained by intraspecific variety. There are few differences with the ulna of *Santanadactylus pricei* and SMNS 55410 and 55411, despite a comparable length (Tab. 3). The pneumatic foramen at the processus cotylaris dorsalis cannot be attested at the Stuttgart ulnae but cannot be precluded as well. The pneumatic foramen at the proximal border of the incisura radialis of SMNS 55411 is also attested at the ulnae of *Santanadactylus pricei* and cannot be precluded for SMNS 55410.

A comparison of the diameters of the corpora of the ulnae and radii, Tab. 4, shows that the diameter of the radius of *Santanadactylus pricei* measures about 50 % of the diameter of the ulna, whereas this is 43 % for SMNS 55411. Although the difference is substantial, it is suggested not to assign the ulna and radius to a new taxon, for which no strong evidence can be attested. A proposed classification as cf. *Santanadactylus pricei* for 55411 on basis of biometrical arguments as well as the presence of a pneumatic foramen at the incisura radialis, the shape of the incisura and shape of the corpus is defendable. The classification 'cf.' is added to show the awareness of the differences of ratios of the diameter of the ulna and radius of SMNS 55411 relative to *Santanadactylus pricei*. The resemblance of SMNS 55410 with SMNS 55411 classifies this specimen as cf. *Santanadactylus pricei* as well. SMNS 55413, however, differs from *Santanadactylus pricei* especially from a biometrical point of view. The length of the ulna of the Munich *Santanadactylus pricei* (BSP 1980 I 122) and the Stuttgart ulna are in the ratio of 1:1.8 whereas this ratio is 1:2.4 for the New York *Santanadactylus pricei* (AMNH 22552) and SMNS 55413. This is hardly to explain by intraspecific variation. Seen from anterior, *Santanadactylus araripensis* has a pneumatic foramen at the extremitas distalis (WELLNHOFER, 1985), which lacks with SMNS 55413 and the diameter of the corpus of the Stuttgart ulna is more elliptical contrasting the almost circular cross section of *Santanadactylus araripensis*. The cross section of the *Anhanguera* ulna is oval in contrast to the elliptical cross section of SMNS 55413. The ulna of *Coloborhynchus spielbergi* is more elliptical and compares well with SMNS 55413. The ratio of the length of SMNS 55413 and *Coloborhynchus spielbergi* are in the ratio of 1:1.04. The general morphological resemblance between the ulna and the compared specimen leaves no doubt on the close relationship between the different specimens. However, because the validity of the clade Anhangueridae is questioned (as pointed out above) there is no choice but to refer to the family as Ornithocheiridae/Anhangueridae. On the basis of the, admittedly meagre, morphological resemblance and the above-mentioned biometrical arguments, the specimen is tentatively referred to as *Coloborhynchus spielbergi*. The problematic position is visualized by the addition 'cf.'

The ulna SMNS 82001 has no visible diagnostic features due to the incomplete preservation and preparation. Few diagnostic features are recognized at ulnae: traditionally, the diagnosticity of the ulna is combined with the radius in terms of diameters of the corpus (see above). No ratio can be obtained for the ulna and radius, because the radius is not preserved. Other possible diagnostic features, i.e. the incisura radialis and the olecranon are severely damaged. On the other hand, the almost circular corpus is seen with ulnae of some pterosaurs, for instance _Santanadactylus pricei._ Consequently, there is not enough evidence to warrant a more precise classification, other than family.

Tab. 4. Ratios of the diameter of ulna/radius.

	Diameter ulna	Diameter radius	Ratio radius:ulna
_Santadactylus pricei_*	7.5	13.5	1:1.8
Santadactylus pricei**	16.3	8.5	1:1.9
SMNS 55411	8.3	19	1:2.3
Coloborhynchus spielbergi***	11.0	28.5	1:2.6

* BSP 1980 I 122 (Measurements from Wellnhofer, 1985: 134)
** AMNH 22552
*** For comparative reasons a large ulna and radius (410 and 401 mm respectively)

2.4. Associated humerus and ulna/radius SMNS 81976

Fig. 4, Tabs. 4, 5

Order Pterosauria Kaup, 1834
Suborder Pterodactyloidea Plieninger, 1901
Family, genus, species indet.
Fig. 4

Description SMNS 81976

A calcareous nodule with the inventory number SMNS 81976 contains a right humerus and the articulated ulna/radius (Fig. 4). The humerus is embedded in the matrix with its anterior aspect and the ulna/radius are embedded with their dorsal aspects. The complete humerus is sectioned lengthwise. The proximal half of the ulna and the proximal half of the radius is sectioned lengthwise as well, except for the proximalmost part of approximately 40 mm length. The inner side of the bone shows the typical pterosaurian construction; the corpora of the bones are hollow with thin walls (often less than 1 mm thick) and transverse, with each other interconnecting internal struts that "can be regarded as materialized lines of force" (Wellnhofer, 1991a: 149) providing maximum lightness combined with optimal strength (see also Carter et al., 1992). The extremitates are composed of spongy bone tissue. It is not known whether the struts are more numerous in the humerus relative to the ulna/radius as observed by Wellnhofer (1985, 1991b) because most of the struts are not preserved.

The humerus and ulna/radius are in contact at a 90-degree angle approximately. This position is seen with other pterosaurs as well (Wellnhofer, 1985).

The ventral edge of the processus lateralis has a strong convex course and the caput humeri is set at a distinct angle relative to the strikingly slender corpus. The length of the humerus is 182 mm and the diameter of the corpus is 16.7 mm (Tab. 5). The ulna and radius, in articulation with each other and the humerus, are elliptical of cross section.

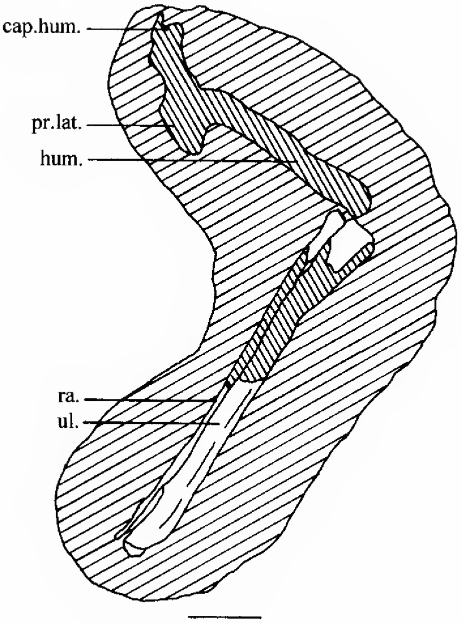


Fig. 4. Associated humerus and ulna/radius (SMNS 81976).
Scale bar = 50 mm. Drawing by A. J. Veldmeijer/E. Endenburg.

Tab. 5. Measurements of humerus and ulna/radius, SMNS 81976 (in mm).

	Length	Diameter	Ratios	
Humerus	182	16.7	Diameters radius:ulna	1: 2.3
Ulna	260	11.7	Diameter:length humerus	1:10.9
Radius	260*	5*	Lengths humerus:ulna	1: 1.4

* approximately

Discussion

The length of the humerus is comparable to the humerus of *Santanadactylus pricei*, paratype BSP 1980 I 43, published by WELLNHOFER (1985), and the New York specimen of *Santanadactylus pricei.* The status of *Santanadactylus pricei* and its paratypes are discussed previously in the present work.

The corpus of the humerus is very slender relative to its length (ratio 1:10.9), which is, compared with the ratios established for other pterosaurs, the largest (cf. VELDMEIJER, in press). The bone, however, is sectioned lengthwise but not exactly in the middle. In contrast, the sectioning occurred more anteriorly. The measured diameter, therefore, is smaller than the real diameter. The diameters of radius and ulna are in the ratio of 1:2.3 (Tab. 5), which is the same as calculated for SMNS 55411 and differs especially with *Santanadactylus pricei* (Tab. 4). The ratio of the length of the humerus and length of the ulna are about the same in all calculated material (varying from 1:1.4 to 1:1.6).

The one possibly diagnostic (discussed with 'Isolated humeri') morphological feature, viz. the convexity of the (badly preserved) processus lateralis, and the biometrical arguments (see also the discussion with 'Mandibula') are not unambiguous enough in this specimen to warrant a classification more precise than on the level of suborder.

2.5. Phalanges of wing finger SMNS 55412, 55415

Fig. 5, Tab. 6

Order Pterosauria Kaup, 1834
Suborder Pterodactyloidea Plieninger, 1901
Family, genus, species indet.

Description SMNS 55412

The specimen with inventory number SMNS 55412 is a slab and counter slab (Fig. 5A). The phalanx is in good condition despite the breakage at three points and the lack of the distalmost part. Few ostracods are visible in the calcareous matrix.

The ventral and dorsal aspects of this left phalanx are visible. The phalanx is bent into posterior direction. Seen from ventral, the extremitas proximalis is expanded posteriorly and inclined anteriorly. The proximal aspect is strongly concave for the reception of the convex distal aspect of the previous wing phalanx. The wing was bent in posterior direction, due to the bending of this phalanx (and of the other phalanges as well), which is a general characteristic of the pterosaur wing. The extremitas distalis is missing, but the corpus expands slightly in anteroposterior plane towards this extremitas. The corpus has a flattened, oval cross section, based on the outside observations. Remarkable of this phalanx is its size (Tab. 6), even more so taking the not fully-grown status of the bone (grain and cartilage at the extremitas proximalis) into account.

Description SMNS 55415

The specimen with inventory number SMNS 55415 is a calcareous nodule containing a large, well-preserved phalanx (Fig. 5B). The phalanx is complete and displays almost no damage.

The ventral aspect of the left phalanx with inventory number SMNS 55415 is freed from its calcareous matrix. The phalanx is long and slender without bending. The corpus, strongly oval in cross section at the extremitas proximalis and less oval in cross section at the extremitas distalis, based on outside observations, expands in anteroposterior plane towards the extremitas proximalis more severely relative to the extremitas distalis. Seen from ventral, the proximal aspect has a convex area that overhangs the ventral aspect slightly. Due to the matrix, it remains uncertain whether the remaining part of the proximal aspect is concave or convex. The extremitas distalis is slightly recurved, forming a clear ridge that separates the corpus from the distal aspect.

The extremitas distalis has two small foramina. The rugosities at the extremitas proximalis might be, according to Kellner & Tomida (2000: 68): "the insertion surfaces for interphalangeal ligaments."

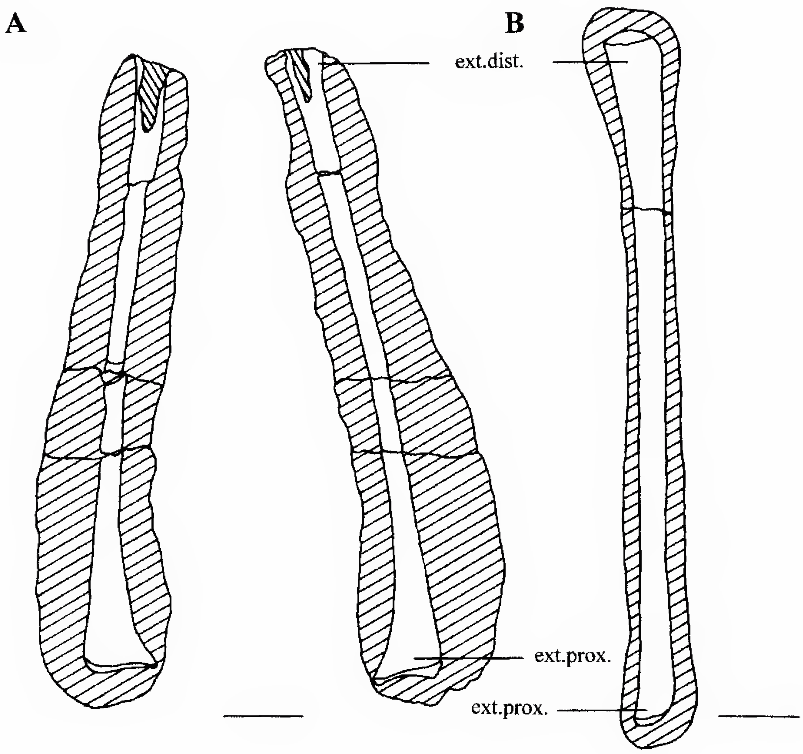


Fig. 5. Phalanges of wing finger.
A: SMNS 55412 (obverse and reverse); B: SMNS 55415 .
Scale bars = 50 mm. Drawings by A. J. Veldmeijer/E. Endenburg.

Tab. 6. Measurements of phalanges (in mm).

SMNS 55412:	
Length, as preserved	40
Width corpus (anterior-posterior)	approximately 13.6
Width extremitas proximalis	approximately 41.6
Width extremitas distalis (end matrix)	approximately 22.4
SMNS 55415:	
Length	446
Width corpus (anterior-posterior)	18.1
Width extremitas proximalis	41.2
Width extremitas distalis (end matrix)	29.3

Discussion

Compared with the few published phalanges (Frey & Martill, 1994; Wellnhofer, 1985, 1991b) SMNS 55412 is regarded as a second phalanx. This is primarily based on the bending. The shape of the proximal articular aspect excludes a determination as first phalanx (cf. for instance Kellner & Tomida, 2000; Wellnhofer, 1977, 1985, 1991b) and the bending seems to be too severe for a third phalanx. Furthermore, the proximal aspect is too concave for a third phalanx. The size suggests a large animal since the not fully grown bone measures 440 mm. Compared with the length of the second phalanx of *Santanadactylus pricei* (length 325 mm, WELLNHOFER, 1985 and 324 mm, WELLNHOFER, 1991b) and *Arthurdactylus conandoylei* (length of 402 mm, FREY & MARTILL, 1994) the phalanx is large and more in line with the data given of *Anhanguera piscator* (preserved length of 355 mm, with a maximal width of the proximal aspect of 51 mm, KELLNER & TOMIDA, 2000). But again, the remark must be made that there is no insight in the probably large (DALLA VECCHIA & LIGABUE, 1993) intraspecific variability.

Phalanx SMNS 55415 is not a first phalanx because the proximal aspect of a first phalanx (cf. for instance KELLNER & TOMIDA, 2000; WELLNHOFER, 1977, 1985, 1991b) serves for the articulation with the metacarpal and differs clearly from the proximal aspects of the following wing phalanges. The straightness of the phalanx and the slight differences between the extremitas proximalis and extremitas distalis suggests that the phalanx is a third phalanx. If this is true, the size of this animal is large compared with the measurements of the third phalanges of *Santanadactylus pricei* (a length of 252 mm and a width of the extremitas distalis of 13.5 mm, WELLNHOFER, 1991b) and *Arthurdactylus conandoylei* (a length of 313 mm, FREY & MARTILL, 1994). It is more in line with *Anhanguera piscator* (preserved length of 218 mm and about 17 mm width of distal aspect, KELLNER & TOMIDA, 2000).

The nature of especially the second up to and including the last wing phalanges as well as the lack of detailed published specimens precludes accurate taxonomic designation. The resemblance between the extremitas distalis of the present specimen and the extremitas distalis published by DALLA VECCHIA & LIGABUE (1993), which they interpret as the first phalanx of the wing finger, is apparent despite the slightly more intense curving of the distal aspect, seen from dorsal. However, the incomplete preparation of SMNS 55415 prohibits a firm conclusion, but the phalanx published by DALLA VECCHIA & LIGABUE (1993) might be a second phalanx rather than a first one.

2.6. Partial front extremity SMNS 80437

Fig. 6, Tab. 7

Order Pterosauria KAUP, 1834
Suborder Pterodactyloidea PLIENINGER, 1901
Family, genus, species indet.

Description SMNS 80437

The specimen with inventory number SMNS 80437 is a calcareous nodule, containing five fragments of bone (numbered and referred to as 1, 2, 3, 4 and 5; Fig. 6). The bones are incomplete and prepared only partially. Bones 1–3 lie parallel to each other and run over bones 4 and 5, which are positioned at an 80-degree angle approximately, relative to bones 1–3.

The cross section of the bone numbered '1' is circular to elliptical. The extremitas proximalis is not complete and partly obscured by matrix, but the widening of the corpus towards the extremitas (from 7.8 mm to 10.7 mm) as well as the deep articulation socket, which is separated from the corpus by a clear ridge that continues into the corpus as a slight sulcus, suggests that the bone is the second phalanx of the right wing digit (IV). The close association with bone '2' provides additional support, because this bone is certainly the first phalanx of the right wing digit. This first phalanx tapers towards the extremitas distalis (from 12.4 mm to 6.2 mm). The large foramen pneumaticum at the posteroventral aspect is clearly visible. A shallow

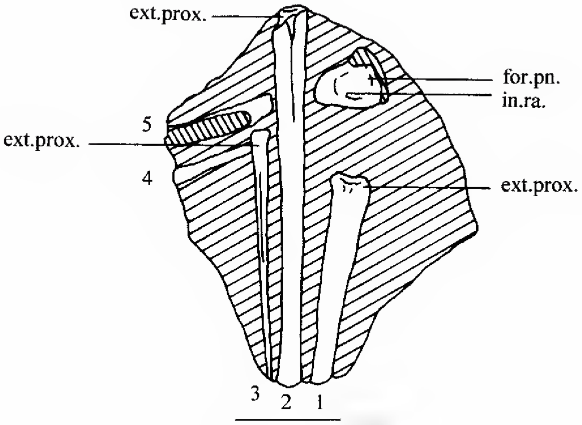


Fig. 6. Partial front extremity (SMNS 80437).
Scale bar = 50 mm. Drawing by A. J. Veldmeijer/E. Endenburg.

groove continues as an extension of the foramen pneumaticum. Remnants of the processus tendinosis extensoris are visible.

The bone referred to as '3' is a slightly tapering bone with a largest diameter of 10.7 mm. A shallow groove runs longitudinally. The bone is tentatively identified as the fourth phalanx of the wing digit, on the basis of the small size relative to the previously described ones, and its association with the first and second phalanx.

Bone '4' has a flattened circular cross section. It does not display any morphological features and is indeterminable.

The largest bone beneath the wing digit, numbered '5', can be identified as the right ulna. It lacks the olecranon entirely and the processus cotylaris dorsalis almost completely. The cross section of the ulna is circular. A foramen pneumaticum is situated in the incisura radialis, close to the edge of the proximal aspect. The incisura is not separated from the olecranon and proximal aspect by a distinct elevated concave margin, as seen with SMNS 55413.

Tab. 7. Measurements of front extremities (in mm).

	Length, as preserved	Diameter
Ulna	92.1	9.5
Radius	35.0	6.8
First ph. IV digit	approximately 158	5.5x124/6.2x9.5*
Second ph. IV digit	86.8	7.8/10.7*
Fourth ph. IV digit	104.6	2.2/7.3*

*Respectively proximal and distal measurements

Discussion

A discussion on ulnae is presented previously. The ulna of SMNS 80437 differs from the known ulnae by its circular cross section. The circular cross section contrasts sharply with the cross section of the ulna of *Anhanguera* as published by WELLNHOFER (1985, 1991b), which is oval and the elliptical cross section of SMNS 55413 and *Coloborhynchus spielbergi*. The arrangement of the foramen pneumaticum, and especially its lacking separation from the olecranon and proximal aspect differs from SMNS 55413 and is more comparable to *Coloborhynchus spielbergi*. It cannot be ruled out that the mentioned differences are due to the bad preservation and the partial covering by matrix. A classification is therefore not possible.

A discussion on the phalanges is presented previously. The present phalanges have no visible diagnostic features in order to compare it with other material in such way as to being able to classify them. The lack of information results partly from the fragmentary state and partly from the fact that the bones are embedded for the larger part.

3. Concluding remarks

The description of the material of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart proved to be especially important because the second almost complete mandibula of *Criorhynchus mesembrinus* is presented. The additional description of material, post-cranial as well as cranial, of new or existing species helps gaining insight in the diversity of the Santana pterosaurs. Furthermore, the constant adding of data to the fossil record renders comparative anatomy more easy and reliable and more precise diagnoses are possible.

The limited diagnostic value of humeri (Kellner & Tomida, 2000; Veldmeijer, in press) is partly due to the lack of 'rules' how to regard differences, which was, among others, the reason in the present work for uncertainty with some classifications. On the other hand, a seemingly detailed diagnosis of *Santanadactylus brasilensis,* as quoted above, is of no use because most of the features have no diagnostic value (see also Kellner & Tomida, 2000). At present, the general outline and position of the processus lateralis can be used for classifying on family level. For instance, the processus lateralis of the Nyctosaurid humerus is hatchet-shaped (Bennett, 1993) and the processus lateralis of Pterodaustrid humerus is positioned at a completely different angle (Wellnhofer, 1978). The use of slight differences in shape of the processus lateralis as a diagnostic feature on species level (for instance Wellnhofer, 1985) neglects intraspecific variability as well as sexual dimorphism. Furthermore, the convexity of the ventral edge of the processus lateralis is seen in species of *Anhanguera* as well as *Santanadactylus* (among others the reason of the problems of Anhangueridae versus Ornithocheiridae). On the other hand, Frey & Martill (1994) mention problems with the classification of distinct different humeri of *Ornithocheirus* and *Santanadactylus* to the same family (Ornithocheiridae). The use of the shape of the caput humeri meets comparable problems, although the distinct crista at the caput is an exclusive feature of *Santanadactylus* and is a distinct diagnostic feature on family level.

Comparable problems of the ones discussed with humeri occur with all post-cranial (and even cranial) material. It might be useful therefore, to re-evaluate all material and establish diagnoses that also reckons with intraspecific variability and sexual dimorphism.

4. Acknowledgements

I am grateful to Dr J. de Vos (Naturalis, Leiden/Teylers Museum, Haarlem, The Netherlands) for his all-round help and support. I thank him for the critical review of the manuscript as well. I am grateful to Dr R. Wild (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany) for the access to the Brazilian pterosaur material, his support as well as the review of the manuscript. Dr. G. Bloos is thanked for reading the manuscript and R. Harling for taking the photographs. I thank E. Endenburg for his continuous support and help with all kinds of things, from solving computer problems to making publication drawings. This research was partly financed by Stichting Molengraaff Fonds (1998).

5. Literature

BENNETT, S. C. (1993): The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs. – Paleobiology, **19/1**: 92–106; Washington.

BROWER, J. C. & VEINUS, J. (1981): Allometry in pterosaurs. – The University of Kansas Paleontological Contributions, **105**: 1–32; Lawrence.

BUISONJÉ, P. H. DE (1980): *Santanadactylus brasilensis* nov. gen. nov. sp., a long-necked, large pterosaurier from the Aptian of Brasil, Part I and II. – Koninklijke Akademie der Wetenschappen, Proceedings, B, **83/2**: 145–172; Amsterdam.

CAMPOS, D. A. & KELLNER, A. W. A. (1985): Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. – Anais Academia Brasileira de Ciências, **57/4**: 453–466; Rio de Janeiro.

CARTER, D. R., VAN DER MEULEN, M. C. H. & PADIAN, K. (1992): Historical and functional factors in the construction of pterosaur bones: a preliminary analysis. – Journal of Vertebrate Paleontology, **12/3**: 21A; Northbrook.

DALLA VECCHIA, F. M. (1993): *Cearadactylus? ligabuei* nov.sp., a new early Cretaceous (Aptian) pterosaur from Chapada do Araripe (Northeastern Brazil). – Bolletino della Società paleontologica Italiana, **31/3**: 401–409; Modena.

DALLA VECCHIA, F. M. & LIGABUE, G. (1993): On the presence of a giant pterosaur in the Lower Cretaceous (Aptian) of Chapada do Araripe (northeastern Brazil). – Bolletino della Società Paleontologica Italiana, **32/1**: 131–136; Modena.

FASTNACHT, M. (2001): First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe of Brazil. – Paläontologische Zeitschrift, **75/1**: 23–36; Stuttgart.

FREY, E. & MARTILL, D. M. (1994): A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil. – Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **194**: 379–412; Stuttgart.

KAUP, J. (1834): Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. – Isis, **315**; Jena.

KELLNER, A. W. A. (1984): Occorrêcia de uma mandibula de Pterosauria (*Brasileodactylus aripensis*, nov. gen., nov. sp.) na Formaçao Santana, Cretaceo da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. – Anais XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia, Rio de Janeiro **1984**: 578–590; Rio de Janeiro.

KELLNER, A. W. A. & TOMIDA, Y. (2000): Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. – National Science Museum Monographs, Tokyo 17, National Science Museum, Tokyo, 135 pp.; Tokyo.

LEONARDI, G. & BORGOMANERO, G. (1985): *Cearadactylus atrox* nov. gen., nov. sp., novo pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. – DNPM, Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. Série Geologia, **27/2**: 75–80; Rio de Janeiro.

MAISEY, J. G. (1991): Santana fossils: an illustrated atlas. 459 pp.; New Jersey (T.F.H. Publications).

MARTILL, D. M., FREY, E., CHONG DIAZ, G. & BELL, C. M. (2000): Reinterpretation of a Chilean pterosaur and the occurrence of Dsungaripteridae in South America. – Geological Magazine, **137/1**: 19–25; Cambridge.

MARTILL, D. M., BRITO, P. M., WENZ, S.& WILBY, P. R. (1993): Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. – *In*: JARZEMBOWSKI, E. A. (ed.): Palaeontological Association Field Guides to Fossils Series, 5, 159 pp.; London (The Palaeontological Association).

OWEN, R. (1874): Monograph of fossil Reptilia of the Mesozoic formations. I. Pterosauria. – Palaeontographical Society Monograph, **27**: 1–14; London.

Padian, K. & Smith, M. (1992): New light on Late Cretaceous pterosaur material from Montana. – Journal of Vertebrate Paleontology, **12/1**: 87–92; Northbrook.

Plieninger, F. (1901): Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. – Palaeontographica, A, **48**: 65–90.

Price, L. I. (1971): A Presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil. – Anais Academia Brasileira de Ciências, **43** (suppl): 452–461; Rio de Janeiro.

Seeley, H. G. (1870): The Ornithosauria: an elementary study of the bones of Pterodactyles. 135 pp.; Cambridge (Cambridge University Press).

Unwin, D. M. (2001): An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. – Mitt. Mus. Naturkde. Berlin, Geowiss. R., 4: 189–221; Berlin.

Urlichs, M., Wild, R. & Ziegler, B. (1994): Der Posidonien-Schiefer und seine Fossilien. – Stuttgart Beiträge zur Naturkunde, C, **36**: 1–95; Stuttgart.

Veldmeijer, A. J. (1998): The Leiden specimen of *Coloborhynchus* (Pterosauria). – *In*: J. W. M Jagt, P. H. Lambers, E. W. A. Mulder & A. S. Schulp (eds.). Third European Workshop on Vertebrate Palaeontology, Maastricht, 6–9 May 1998, Programme and Abstracts, Field guide: p. 69; Maastricht (Natuurhistorisch Museum Maastricht).

– (in press): Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from Brazil in the collection of the National Museum of Natural History (Naturalis), Leiden, The Netherlands. – Scripta Geologica, **125**; Leiden.

Wellnhofer, P. (1970): Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. – Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Neue Folge **141**: 1–133; Munich.

– (1977): *Araripedactylus dehmi* nov. gen., nov. sp., ein neuer Flugsaurier aus der Unterkreide von Brasilien. – Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, **17**: 157–167; Munich.

– (1978): Handbuch der Paläoherpetologie. 82 pp.; Stuttgart & New York (G. Fischer).

– (1985): Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. – Palaeontographica, A, **187**: 105–182; Stuttgart.

– (1987): New crested pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil. – Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie **27**: 175–186; Munich.

– (1991): The illustrated encyclopedia of pterosaurs. 192 pp.; New York (Crescent Books). – [1991a]

– (1991): Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. – Palaeontographica, A, **215**: 43–101; Stuttgart. – [1991b]

Wellnhofer, P., Buffetaut, E. & Gigase, G. (1983): A pterosaurian notarium from the Lower Cretaceous of Brazil. – Paläontologische Zeitschrift, **57**: 147–157; Stuttgart.

Ziegler, B. (1992): Guide to the Löwentor Museum. – Stuttgart Beiträge zur Naturkunde, C, **27**: 1–100; Stuttgart.

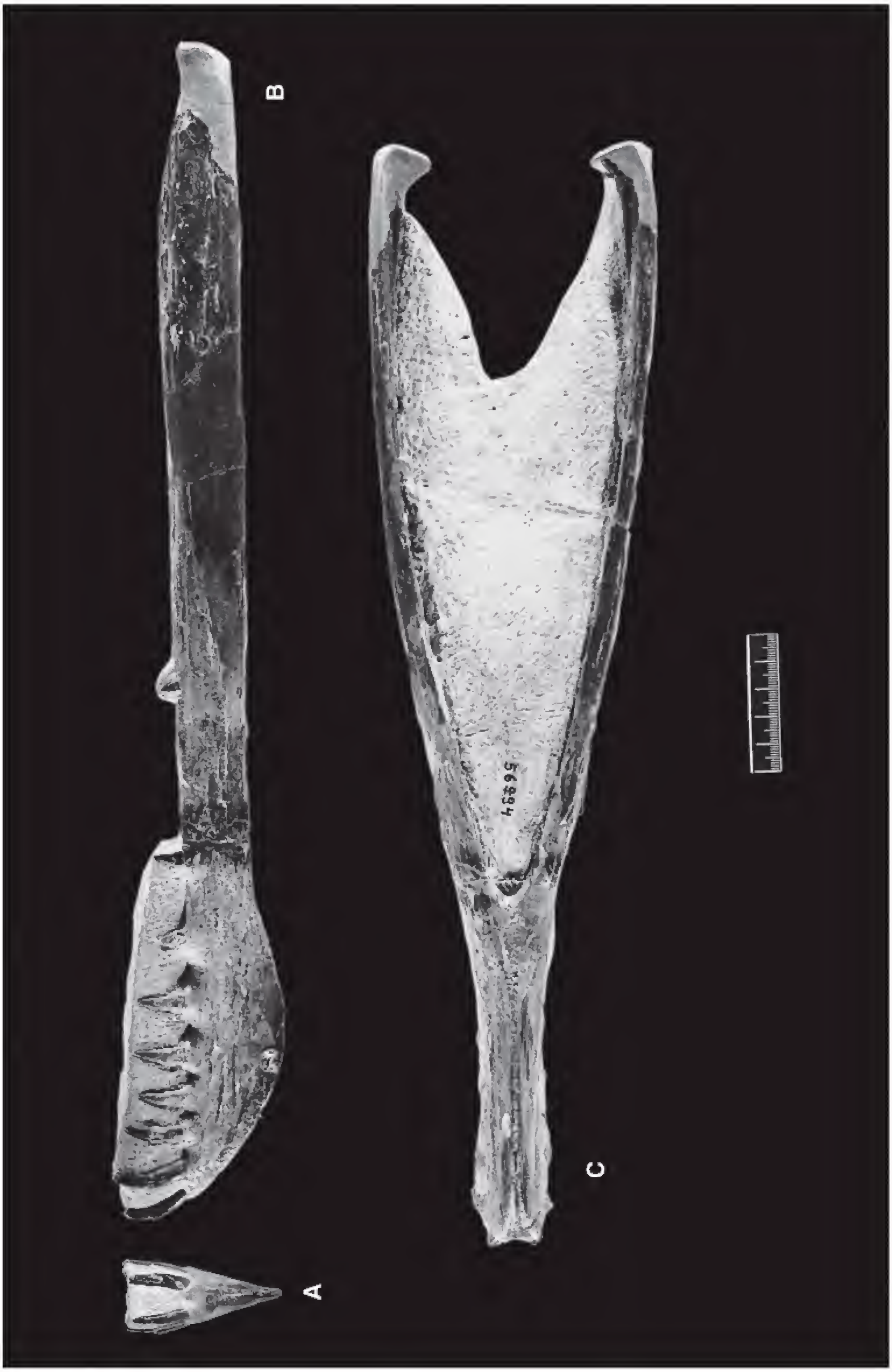
Addresses of the author:

André J. Veldmeijer, Associate Researcher Naturalis, Mezquitalaan 23, 1064 NS, Amsterdam, The Netherlands.
E-mail: VeldBurg@hotmail.com
www.PalArch.nl

André J. Veldmeijer c/o Dr. J. de Vos, Curator Macro-Vertebrates, Postbox 9517, 2300 RA Leiden, The Netherlands.
E-mail: vos@naturalis.nnm.nl

Plate 1

Mandibula cf. *Criorhynchus mesembrinus* (SMNS 56994) in various aspects.
A: anterior; B: left lateral; C: ventral.
Photographs by R. Harling.


B
C
A

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 328	11 pp., 2 figs	Stuttgart, 31. 12. 2002

The first fossil record and first New World record for the dragonfly clade Chlorogomphida (Insecta: Odonata: Anisoptera: Araripechlorogomphidae n. fam.) from the Crato Limestone (Lower Cretaceous, Brazil)

By Günter Bechly, Stuttgart and Kyoichiro Ueda, Kitakyushu (Japan)

With 2 Figures

Summary

A new dragonfly is described from the Lower Cretaceous limestones of the Crato Formation (Brazil): *Araripechlorogomphus muratai* n. gen. n. sp. (Araripechlorogomphidae n. fam.) which clearly belongs to the chlorogomphid clade within Anisoptera. It is the first fossil record of Chlorogomphida and also the first New World record of this dragonfly group that is now exclusively distributed in East Asia. The phylogenetic and biogeographic implications of this new discovery are discussed. As consequence of the phylogenetic analysis the new higher taxa Cristotibiata, Paucipostnodalia, Eubrachystigmata, Neobrachystigmata, Paneurypalpidomorpha, Eurypalpidomorpha, and Eurypalpidiformia are introduced. A monotypic family Juracorduliidae n. fam. is established for the genus *Juracordulia*, and the genus *Prohemeroscopus* is transferred from Nannogomphidae to a new monotypic family Prohemeroscopidae n. fam. within Paucipostnodalia as sistergroup of Eubrachystigmata.

Zusammenfassung

Eine neue Libellenart wird aus den unterkretazischen Plattenkalken der Crato-Formation (Brasilien) beschrieben: *Araripechlorogomphus muratai* n. gen. n. sp. (Araripechlorogomphidae n. fam.) gehört zweifelsfrei zur monophyletischen Gruppe der Chlorogomphiden innerhalb der Anisoptera. Es handelt sich hierbei um den ersten Fossilnachweis der Chlorogomphida und auch um den ersten neuweltlichen Nachweis dieser Libellengruppe, die heute ausschließlich in Ostasien verbreitet ist. Die phylogenetischen und biogeographischen Implikationen dieser neuen Entdeckung werden diskutiert. Als Konsequenz der phylogenetischen Untersuchung werden die neuen höheren Taxa Cristotibiata, Paucipostnodalia, Eubrachystigmata, Neobrachystigmata, Paneurypalpidomorpha, Eurypalpidomorpha und Eurypalpidiformia eingeführt. Eine monotypische Familie Juracorduliidae n. fam. wird für die Gattung *Juracordulia* errichtet, und die Gattung *Prohemeroscopus* wird von den Nannogomphidae zu einer neuen monotypischen Familie Prohemeroscopidae n. fam. transferiert, die als Schwestergruppe der Eubrachystigmata innerhalb der Paucipostnodalia anzusehen ist.

1. Introduction

The Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil already yielded a surprising diversity of fossil dragonflies (Carle & Wighton, 1990; Nel & Escuillié, 1994; Nel & Paicheler, 1994; Martill & Nel, 1996; Jarzembowski et al., 1998; Nel et al., 1998; Bechly, 1998a; Bechly, 2000; Bechly et al., 2001a). We here describe another interesting new dragonfly species (already figured and mentioned by Bechly, 1998a, Fig. 39 and Bechly et al., 2001b, Abb. 40) from this locality which belongs to the clade Chlorogomphida within Anisoptera. It is the first fossil record and the first New World record for this dragonfly group. Extant chlorogomphids are exclusively distributed in eastern Asia. Originally, chlorogomphids where classified as subfamily of Cordulegastridae, but Carle (1995) and Bechly (1996) have demonstrated that this taxon is closer to the rest of the libelluloid clade than to Cordulegastridae. Therefore, the separation from Cordulegastridae is clearly justified. The phylogenetic system of extant chlorogomphids was recently revised by Carle (1995) and Bechly (1996) as well. The latter author elevated the Carlean subfamilies Chloropetaliinae and Chlorogomphinae to family rank within a superfamily Chlorogomphoidea (= crowngroup chlorogomphids). The fossil species described in this work is a stemgroup chlorogomphid that warrants the erection of a separate new family as sistergroup of Chlorogomphoidea within Chlorogomphida (= panmonophylum chlorogomphids).

2. Methods

The drawings were made with a camera lucida and a binocular microscope by K. Ueda, while the photo was made with a Nikon SLR camera by Mr B. Schuster (Hünstetten). The nomenclature of the dragonfly wing venation is based on the interpretations of Riek & Kukalová-Peck (1984), amended by Nel et al. (1993) and Bechly (1996), and the phylogenetic classification of Anisoptera is based on Bechly (1996, 2002). The systematic analysis is based on the principles of consequent Phylogenetic Systematics (sensu Hennig, 1966, 1969, and Bechly, 2000).

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta LINNEAUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Odonata FABRICIUS, 1793
Suborder Anisoptera SELYS in SELYS & HAGEN, 1854
Cavilabiata BECHLY, 1996
Chlorogomphida BECHLY, 1996

Family Araripechlorogomphidae n. fam.

Type genus: *Araripechlorogomphus* n. gen., by present designation.

Diagnosis. – See diagnosis of type genus, since monotypic.

Autapomorphies: Hindwing discoidal triangle secondarily unicellular.

Taxonomic comment. – The mentioning of the family name Araripechlorogomphidae by BECHLY (2002) has to be regarded as a nomen nudum and as unpublished according to Art. 8 ICZN.

Genus *Araripechlorogomphus* n. gen.

Type species: *Araripechlorogomphus muratai* n. sp., by present designation.

Derivatio nominis: After the type locality Araripe and the extant genus *Chlorogomphus*.

Diagnosis. – See diagnosis of type species, since monotypic.

Araripechlorogomphus muratai n. sp.

Figs 1–2

Holotype: Female specimen no. KMNHIP000004 at the Kitakyushu Museum & Institute of Natural History, Kitakyushu, Japan (ex coll. MURATA, Kyoto, Japan).

Type locality: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern Ceará, north-east Brazil (MAISEY, 1990).

Type horizon: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu MARTILL et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Derivation of name: Named in honour of Mr MASAYUKI MURATA (Kyoto, Japan), who kindly donated this important holotype specimen from his magnificent private fossil collection and private museum to the Kitakyushu Museum.

Diagnosis. – This interesting new genus and species is distinguished by the following combination of hindwing characters: Basal space free; no accessory cubito-anal crossveins; no accessory antenodal crossveins basal of Ax1; short "libellulid gap" developed distal of subnodus; "cordulegastrid gap" basal of subnodus probably present; discoidal triangle transverse and free of crossveins; subdiscoidal triangle slanted towards wing base and distally narrowed; "gaff" long and straight; anal loop hexagonal, large, and divided into 8 cells; two rows of cells in the broadened area between MP and CuA directly distal of subdiscoidal veinlet; CuAa short and strongly curved with only two posterior branches; CuAb directed towards wing base; pterostigma relatively short, covering only 2.5 cells, and unbraced; no Rspl and Mspl; pseudo-IR1 originates beneath distal side of pterostigma; RP2 and IR2 as well as MA and RP3/4 are closely parallel up to wing margin; MA and RP3/4 slightly undulated.

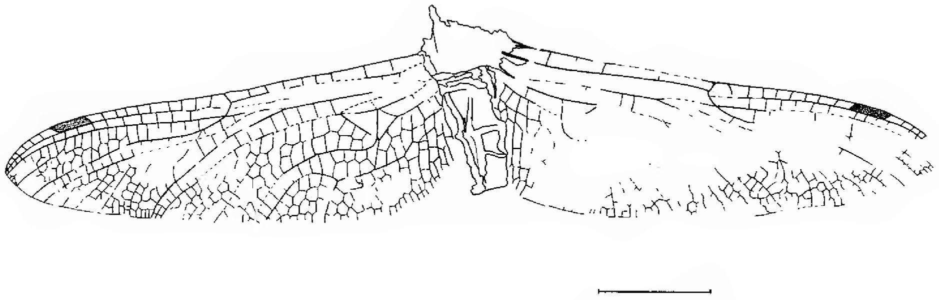


Fig. 1. *Araripechlorogomphus muratai* n. gen. n. sp., female holotype no. KMNHIP000004 Kitakyushu Museum. Scale 10 mm.

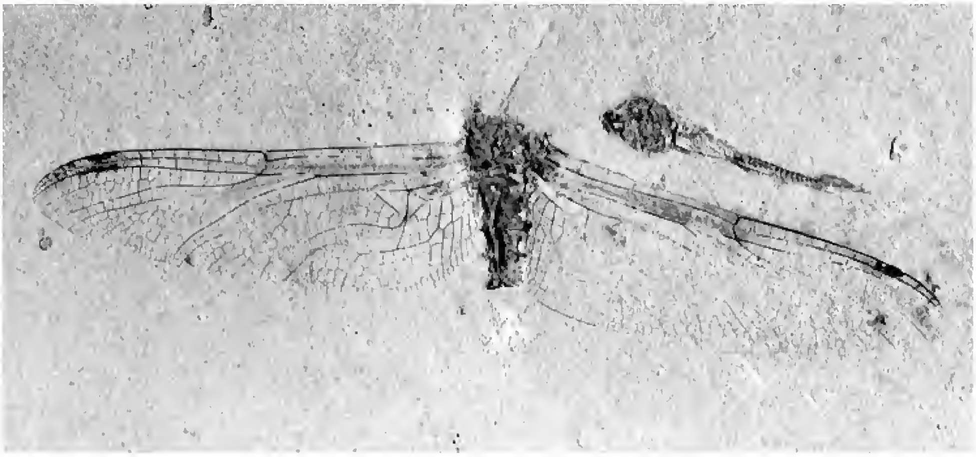


Fig. 2. *Araripechlorogomphus muratai* n. gen. n. sp., female holotype no. KMNHIP000004 Kitakyushu Museum. Without scale.

Description

A body fragment (thorax and base of abdomen) with two complete hindwings of a female dragonfly, preserved together with a small juvenile bony fish of the genus *Dastilbe* (Teleostei: Ostariophysi: Gonorynchiformes: Chanidae).

Hindwing: Length, 39.4 mm; width at nodus, 12.2 mm (max. width, 13.8 mm); distance from base to nodus, 18.1 mm (the nodus is situated at about 46 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 12.5 mm; Ax1 and Ax2 are stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 3.3 mm distal of wing base and Ax2 is 5.3 distal of Ax1 (on the level of distal angle of discoidal triangle); apparently only one secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2; distal of Ax2 there are 5 secondary antenodal crossveins between costal margin and ScP, the secondaries between ScP and RA are not preserved; the antesubnodal crossveins are not preserved, thus it is not possible to clearly verify if there was a long "cordulegastrid gap" (sensu Bechly, 1996) directly basal of the subnodus, but it probably was present; 8–9 postnodal crossveins between nodus and pterostigma, and 6 corresponding postsubnodal crossveins between subnodus and pterostigma (not aligned with postnodal crossveins); there is a short "libellulid gap" (sensu BECHLY, 1996) directly distal of the subnodus; the pterostigma is 3.2 mm long and max. 0.8 mm wide; pterostigma is not braced and covers 2.5 cells (in the left hindwing there is a crossvein aligned with the proximal stigmal margin, while there is no such veinlet in the right hindwing); the arculus is not clearly preserved; the bases of veins RP and MA (sectors of arculus) are not preserved, so that it is not visible if they have been distinctly separated at arculus; hypertriangle not very clearly preserved, but apparently distinctly longer than discoidal triangle, and divided by one crossvein at basal side of discoidal triangle; discoidal triangle transverse and unicellular (free of crossveins); length of basal side of discoidal triangle, 2.5 mm; length of its costal side, 3.2 mm; length of its distal side MAb, 3.9 mm; MAb is straight without any kink; a distinct pseudo-anal vein PsA (= AA0) delimits an unicellular subdiscoidal triangle (basally 1.9 mm wide, but distally only 0.3 mm wide); basal space apparently free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 2.8 mm distal of wing base; anal area max. 8.4 mm wide with 6 rows of cells; cubito-anal area max. 4.4 mm wide with up to 4 rows of cells; CuA with only two posterior branches; CuAb distinctly developed and directed towards wing base (parallel to hind margin of wing); "gaff" strongly enlarged, 2.7 mm long; anal loop hexagonal, large (6 mm long and 2.7 mm broad), and divided into 8 cells; MP apparently ending slightly basal of the level of the nodus; basal postdiscoidal area with two rows of cells; postdiscoidal area distally strongly widened (width near discoidal triangle, 3.1 mm; width at hind margin, 8.3 mm); no Mspl, but two strong intercalary veins in the distal postdiscoidal area, reaching the hind margin of wing; RP3/4 and MA only slightly undulated and parallel, with only one row of cells in-between, near the wing margin they are somewhat convergent with two cells between them; first branching of RP ("midfork") 5.3 mm basal of subnodus; IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein 'O' between RP2 and IR2, 2.5 mm and two and a half cells distal of subnodus; at least one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus (three basal of oblique vein); RP2 and IR2 parallel with only one row of cells between them up to the wing margin; no Rspl, but several intercalary veins in the area between IR2 and RP3/4, reaching the hind margin of wing; RP1 and RP2 basally parallel with one row of cells between them, but after seven cells becoming divergent with 2–3 rows of cells between them; pseudo-IR1 distinct and originating on RP1 below distal side of pterostigma; the anal margin of the wing is not preserved, but the venation in the anal area clearly indicates that there was no anal triangle and anal angle, thus it is a female specimen; three posterior branches of anal vein between CuAb and anal margin; no membranule is visible.

4. Phylogenetic and biogeographic considerations

Phylogenetic interpretation of wing venational characters with a reclassification of Cavilabiata based on these characters (characters present in Araripechlorogomphidae n. fam. are printed in bold face; a complete list of putative autapomorphies of all concerning taxa is provided by BECHLY, 2002):

- Cavilabiata
  - Cordulegastrida
  - Cristotibiata
    - Neopetaliidae
    - Brachystigmata
      - † Nannogomphidae
      - Paucipostnodalia taxon nov.
        - † Prohemeroscopidae n. fam.
        - Eubrachystigmata
          - † Hemeroscopidae
          - Neobrachystigmata taxon nov.
            - Chlorogomphida
              - † Araripechlorogomphidae n. fam.
              - Chlorogomphoidea
            - Paneurypalpidomorpha taxon nov.
              - † Juracorduliidae n. fam.
              - Eurypalpidomorpha taxon nov.
                - † Valdicordulioidea stat. nov.
                  - † Valdicorduliidae
                  - † Araripephlebiidae
                - Eurypalpidiformia taxon nov.
                  - † Eocorduliidae
                  - Paneurypalpida

- Cavilabiata Bechly, 1996:
  Included taxa: Cordulegastrida Bechly, 1996 and Cristotibiata taxon nov.
  Autapomorphies: Discoidal triangles at least somewhat longitudinal elongate in both wings (reversed in the forewing of Paneurypalpidomorpha), especially in the hindwing (reversed in Chlorogomphida); **distal part of antesubnodal area free of crossveins ("cordulegastrid gap") (convergent to Gomphaeschnidae, Araripegomphidae, Cordulagomphinae, and a few other Anisoptera; reversed in Chlorogomphoidea); "gaff" (= basal CuA before its branching) of the hindwing at least slightly prolonged (convergent to Aeshnodea); RP3/4 and MA slightly undulating in both pairs of wings (reversed in Juracorduliidae and Paneurypalpida).**
- Cristotibiata taxon nov. (cited as nomen nudum by Bechly, 2002):
  Included taxa: Neopetaliidae Tillyard & Fraser, 1940 and Brachystigmata Bechly, 1996.
  Autapomorphies: **Pterostigmata not parallel sided (distal side more oblique than basal side), and rather stout with length less than 8 times width;** forewing nodus shifted distinctly distal of midwing position (reversed in Libellulidae); **the hindwing CuAa is shortened, with fewer (1–6) posterior branches; anal loop at least elongated and enlarged, with more than 5 cells in the groundplan.**
- Brachystigmata Bechly, 1996:
  Included taxa: Nannogomphidae Bechly, 1996 and Paucipostnodalia taxon nov.
  Autapomorphies: **Wings with relatively short pterostigmata that cover only 1–3 complete cells (convergent to some derived Neoaeshnida and Gomphides; reversed in Libellulinae); in the hindwing the "gaff" (= basal CuA before its branching) is strongly prolonged (convergent to several Aeshnidae, especially Anacina) and very straight in the groundplan (but sigmoidal in Eurypalpidomorpha); area between MP and CuA basally widened with more than one row**

of cells (convergent to many Aeshnidae and the gomphid *Cacoides*; reversed in Chloropetaliidae, Valdicorduliidae and Eurypalpidiformia, but regained in a few Macromiidae); the terminal branch of CuAa is secondarily branched on CuA (convergent to a few Austropetaliidae and Aeshnidae, and *Octogomphus*; this character is of course not applicable in Nannogomphidae, Araripephlebiidae, and Eurypalpidiformia since CuAa is secondarily unbranched in these taxa); RP3/4 and MA strictly parallel up to the hind margin; area between RP2 and IR2 distally distinctly widened, with more than one cell row in the distal half (convergent to some Petaluridae, Austropetaliida, and Aeshnida; reversed in Chlorogomphida and Eurypalpida).

- Paucipostnodalia taxon nov. (cited as nomen nudum by BECHLY, 2002):
  Included taxa: Prohemeroscopidae n. fam. and Eubrachystigmata taxon nov.
  Autapomorphies: **Basal part of postsubnodal area free of crossveins ("libellulid gap")**. The name of this new taxon is based on this important character!
- Prohemeroscopidae n. fam.:
  Type genus *Prohemeroscopus* BECHLY et al., 1998, diagnosis as type genus.
  Autapomorphies: The forewing subdiscoidal triangle is widened with a curved or angled posterior margin (convergent to Juracorduliidae, Paneurypalpida, Petalurida, and some Gomphides). This character is unknown in *P. kuehnapfeli* which was only provisionally attributed to this genus and family by BECHLY et al. (1998) because of the overall similarity of the preserved hindwing venation with that of the type species *P. jurassicus*.
- Eubrachystigmata taxon nov. (cited as nomen nudum by BECHLY, 2002):
  Included taxa: Hemeroscopidae PRITYKINA, 1977 and Neobrachystigmata taxon nov.
  Autapomorphies: **In the hindwing CuAa is more distinctly curved towards the hind margin, and thus further shortened with less than five posterior branches.**
- Neobrachystigmata taxon nov. (cited as nomen nudum by BECHLY, 2002):
  Included taxa: Chlorogomphida BECHLY, 1996 and Paneurypalpidomorpha taxon nov.
  Autapomorphies: Arculus not distinctly angled but more or less straight (convergent to many gomphids; unknown in Araripechlorogomphidae); posterior part (crossvein) of arculus distinctly shorter than anterior part [RP & MA] (unknown in Araripechlorogomphidae); **hindwing MP distinctly curved towards the hind margin and thus somewhat shortened, ending basal of the level of the nodus.**
- Chlorogomphida BECHLY, 1996:
  Included taxa: Araripechlorogomphidae n. fam. and Chlorogomphoidea NEEDHAM, 1903.
  Autapomorphies: **Hypertriangles much longer than discoidal triangles in both pairs of wings (at least in the hindwing correlated with the transverse shape of the discoidal triangle); discoidal triangle more transverse in the hindwing; typical shape of the subdiscoidal triangle in the hindwing which is distinctly slanted towards the hind margin (correlated with the transverse shape of the discoidal triangle), basally dilated, but distally abruptly narrowed; pterostigmal brace vein reduced (convergent to Cordulegastrida, Hemeroscopidae, Valdicordulioidea, Eocorduliidae, and some Eurypalpida); anal loop longitudinally elongated and broad (at least 7–9 cells large) and of characteristical pen-**

tagonal or hexagonal shape; area between RP2 and IR2 not distinctly widened distally (reversal; convergent to Eurypalpida).

- Araripechlorogomphidae n. fam. (cited as nomen nudum by Bechly, 2002):
  Type genus *Araripechlorogomphus* n. gen., diagnosis as type genus (see above).
  Autapomorphies: **Hindwing discoidal triangle unicellular (convergent to Nannogomphidae, Hemeroscopidae, and Paneurypalpidomorpha).**
- Chlorogomphoidea Needham, 1903 (sensu Bechly, 2002):
  Included taxa: All extant chlorogomphids (crowngroup).
  Autapomorphies: Sectors of arculus approximate (convergent to Eurypalpida and some Araripelibellulidae); basal accessory antenodal crossveins present in the subcostal space between Ax0 and Ax1 (maybe not a groundplan character); hindwing discoidal triangle divided into 3–6 cells (maybe not a groundplan character); wings secondarily with crossveins immediately basal of the subnodus ("cordulegastrid gap" reduced); median space of wings is traversed by one or more crossveins; hypertriangles traversed by several crossveins in both pairs of wings; cubital cell (between CuP-crossing and PsA) divided by accessory cubito-anal crossveins (convergent to Synthemistidae, Macromiidae, Idomacromiidae, and some Idionychidae and Libellulidae); male hindwing with a less distinct anal angle.
- Paneurypalpidomorpha taxon nov. (cited as nomen nudum by Bechly, 2002):
  Included taxa: Juracorduliidae n. fam. and Eurypalpidomorpha taxon nov.
  Autapomorphies: Anterior margin of hypertriangle distinctly convex, especially in the hindwings, because of a basally arched MA; forewing Ax1 shifted basal of the level of the distal angle of the discoidal triangle (convergent to Nannogomphidae); in both pairs of wings Ax1 and Ax2 are relatively close together with not more than one secondary antenodal crossvein between them (convergent to Nannogomphidae); lestine oblique vein only 1–2 cells distad of the subnodus in both pairs of wings; forewing discoidal triangle more or less transverse instead of elongate (reversal); discoidal triangles unicellular in both pairs of wings (convergent to Nannogomphidae, Hemeroscopidae, and Araripechlorogomphidae; reversed in the hindwing of Araripephlebiidae and in some Eurypalpida).
- Juracorduliidae n. fam. (cited as nomen nudum by Bechly, 2002):
  Type genus *Juracordulia* Bechly, 1998b, diagnosis as type genus.
  Autapomorphies: Pterostigma further shortened, only 1–2 cells long (convergent to Nannogomphidae and Eurypalpidiformia); the forewing subdiscoidal triangle is widened with a curved or angled posterior margin (convergent to *Prohemeroscopus jurassicus*, Paneurypalpida, Petalurida, and some Gomphides); unique shape of the transversely elongate anal loop; postdiscoidal area very narrow and strongly bent in both pairs of wings; RP2 and IR2 more strongly divergent; RP3/4 and MA secondarily not undulating in both pairs of wings (convergent to Paneurypalpida).
- Eurypalpidomorpha taxon nov. (cited as nomen nudum by Bechly, 2002):
  Included taxa: Valdicorduliodea stat. nov. (sensu Bechly, 2002) and Eurypalpidiformia taxon nov.
  Autapomorphies: In the hindwing the elongated "gaff" (= basal CuA before its branching) is sigmoidally curved; CuAb shifted very far distally, and CuAa with only one or two posterior branches.

- Valdicordulioidea stat. nov. (sensu BECHLY, 2002):
  Included taxa: Valdicorduliidae BECHLY, 1996 and Araripephlebiidae BECHLY, 1998a.
  Autapomorphies: Pterostigmal brace vein reduced (convergent to Cordulegastrida, Hemeroscopidae, Chlorogomphida, Eocorduliidae, and some Eurypalpida); hindwing subdiscoidal triangle more strongly transverse.
- Eurypalpidiformia taxon nov. (cited as nomen nudum by BECHLY, 2002):
  Included taxa: Eocorduliidae BECHLY, 1996 and Paneurypalpida BECHLY, 1996.
  Autapomorphies: Pterostigma further shortened, only 1–2 cells long (convergent to Nannogomphidae and Juracorduliidae; reversed in Libellulinae).

The distribution of derived character states described above clearly demonstrates that Araripechlorogomphidae n. fam. is most closely related to extant Chlorogomphoidea, but does not belong within this crowngroup. The absence of a "libellulid gap" in Cordulegastridae, Neopetaliidae and Nannogomphidae (excl. *Prohemeroscopus*) (see BECHLY et al., 1998b and BECHLY, in prep.) and the presence of a short "libellulid gap" in both wings of Araripechlorogomphidae n. fam. and Hemeroscopidae (see BECHLY et al., 1998b) strongly suggests that this character is a groundplan autapomorphy of Paucipostnodalia rather than of Paneurypalpidomorpha (contrary to BECHLY, 2002). The genus *Prohemeroscopus* was tentatively attributed by BECHLY (2002) to Nannogomphidae, even though there are no strong synapomorphies. The presence of a short "libellulid gap" requires the removal of this genus from Nannogomphidae and its attribution to Eubrachystigmata as most basal taxon within a new monotypic family Prohemeroscopidae n. fam.. The above conclusion implies that the lack of a "libellulid gap" in crowngroup chlorogomphids must be regarded as a reversal, just like the reduction of the "cordulegastrid gap" in all extant chlorogomphids (see BECHLY, 2002). The presence of the "libellulid gap" in Araripechlorogomphidae n. fam. is a plesiomorphy that demonstrates, that this fossil taxon belongs to the stemgroup of extant chlorogomphids. Some further plesiomorphies (viz. no accessory antenodals between Ax0 and Ax1; median space free; no accessory cubito-anal crossveins) support this conclusion.

Because all 44 extant species of chlorogomphids are distributed in Eastern Asia, the present discovery of a stemgroup representative of Chlorogomphoidea from the Lower Cretaceous of South America allows two conclusions:

1.) The clade Chlorogomphida originated at least about 120 Million years ago in the Lower Cretaceous ("terminus post quem non" sensu HENNIG, 1966). The real age of origin must even be older, because the sistergroup (Paneurypalpidomorpha) is represented with *Juracordulia schiemenzi* BECHLY, 1998b in the Upper Jurassic Solnhofen Limestone that is about 150 Million years old.

2.) The clade Chlorogomphida either originated in South America or its stemgroup was more widespread than the extant representatives. Because of the very close proximity of the South American and the African continent in the Lower Cretaceous (the Crato area was then only 200 km separated from West Africa, while the southern halves of both continents where still together) it appears quite likely that stemgroup chlorogomphids where also distributed in parts of Africa in this period of earth history. The potential reasons for the subsequent disappearance of chlorogomphids from South America (and Africa?) are still unknown, because similar suitable habitats were always present in this region.

5. Acknowledgements

We are most grateful to Mr M. MURATA (Kyoto) for the kind loan of the holotype in his collection and its subsequent donation to the Kitakyushu Museum. We thank Mr B. SCHUSTER (Hünstetten) for providing a photo of the holotype. We are indebted to Dr G. BLOOS (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

6. References

BECHLY, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und der Grundplanes der *Odonata. – Petalura, spec. vol. **2**: 1–402; Böblingen.

– (1998): New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeast Brazil (Insecta: Odonata). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **264**: 1–66; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): *Juracordulia schiemenzi* gen. et sp. nov., eine neue Libelle aus den Solnhofener Plattenkalken (Insecta: Odonata: Anisoptera). – Archaeopteryx, **16**: 29–36; Munich. – [1998b]

– (2000): Mainstream Cladistics versus Hennigian Phylogenetic Systematics. – Stuttgarter Beitr. Naturk., A, **613**: 1–11; Stuttgart.

– (2002): Phylogenetic Systematics of Odonata. – Website on the Internet (URL: http://www.bechly.de/anisopt3.htm).

– (in prep.): A re-description of *Stenophlebia casta* and *Nannogomphus bavaricus* (Odonata: Stenophlebiidae and Nannogomphidae) from the Upper Jurassic Solnhofen Limestone (Germany). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B; Stuttgart.

BECHLY, G. & NEL, A. & MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. & FLECK, G. (1998): Four new dragonfly species from the Upper Jurassic of Germany and the Lower Cretaceous of Mongolia (Anisoptera: Hemeroscopidae, Sonidae, and Proterogomphidae fam. nov.). – Odonatologica, **27/2**: 149–187; Bilthoven.

BECHLY, G. & NEL, A. & MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. & JARZEMBOWSKI, E.A. & CORAM, R. & MARTILL, D. & FLECK, G. & ESCUILLIÉ, F., WISSHAK, M. M. & MAISCH, M. (2001): A revision and phylogenetic study of Mesozoic Aeshnoptera, with description of several new families, genera and species (Insecta: Odonata: Anisoptera). – N. paläont. Abh., **4**, 219 pp., 137 text-figs, 48 pls; Dresden. – [2001a]

BECHLY, G. & HAAS, F. & SCHAWALLER, W. & SCHMALFUSS, H. & SCHMID, U. (2001): Ur-Geziefer – Die faszinierende Evolution der Insekten. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **49**, 96 pp., 81 figs; Stuttgart. – [2001b]

CARLE, F. L. (1995): Evolution, taxonomy, and biogeography of ancient Gondwanian Libelluloids, with comments on anisopterid evolution and phylogenetic systematics (Anisoptera: Libelluloidea). – Odonatologica, **24/4**: 383–424; Bilthoven.

CARLE, F. L. & WIGHTON, D. C. (1990): Odonata. Chapter 3. – *In*: GRIMALDI, D. A. (ed.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 51–68; New York.

HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. – Urbana (Univ. Illinois Press).

– (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. 436 pp.; Frankfurt a. M. (Kramer).

JARZEMBOWSKI, E.A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., BECHLY, G., NEL, A., CORAM, R. & ESCUILLIÉ, F. (1998): The Mesozoic non-calopterygoid Zygoptera: descriptions of new genera and species from the Lower Cretaceous of England and Brazil and their phylogenetic significance (Odonata, Zygoptera, Coenagrionoidea, Hemiphlebioidea, Lestoidea). – Cretaceous Res., **19**: 1–42; London.

MAISEY, J. G. (1990): Stratigraphy and depositional environment of the Crato Member (Santana Formation, Lower Cretaceous of N.E. Brazil). – *In*: GRIMALDI, D. A. (ed.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 15–19; New York.

MARTILL, D. M. & NEL, A. (1996): A new dragonfly from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of N.E. Brazil. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1996**: 279–292; Stuttgart.

MARTILL, D. M., BRITO, P. M., WENZ, S. & WILBY, P. R. (1993): Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. – *In*: JARZEMBOWSKI, E. A. (ed.): Palaeontological Association Field Guides to Fossils Series, **5**. 159 pp.; London (The Palaeontological Association).

NEL, A. & ESCUILLIÉ, F. (1994): A new dragonfly from the Lower Cretaceous of Brazil. – Palaeontology, **37**/4: 923–930; London.

NEL, A. & PAICHELER, J.-C. (1994): Les Gomphidae fossiles. Un inventaire critique (Odonata: Gomphidae). – Ann. Soc. entomol. Fr., (N.S.) **30**/1: 55–77; Paris. – [1994a]

NEL, A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., PAICHELER, J.-C. & HENROTAY, M. (1993): Les “Anisozygoptera” fossiles. Phylogénie et classification. (Odonata). – Martinia, Numéro horssérie, **3**: 1–311; Bois-d'Arcy.

RIEK, E. F. & KUKALOVÁ-PECK, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. – Can. J. Zool., **62**: 1150–1166; Ottawa.

Addresses of the authors:

Dr G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly.smns@naturkundemuseum-bw.de

Dr K. Ueda, Kitakyushu Museum & Institute of Natural History, 2–4-1 Higashida, Yahatahigashi-ku, Kitakyushu 805–0071, Japan.
E-mail: ueda@city.kitakyushu.jp

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 329	57 pp., 11 pls., 15 figs.	Stuttgart, 31. 12. 2002

Remains of Saccocomids (Crinoidea: Echinodermata) from the Upper Jurassic of southern Germany

By Hans Hess, Basel

With contributions from manuscripts of Hertha Sieverts-Doreck †, Stuttgart

With 11 plates and 15 textfigures

Abstract

A rich fauna of mostly isolated saccocomid ossicles from Oxfordian to Upper Kimmeridgian strata of southern Germany, preserved in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, is described. The 6547 elements, cups, radials and brachials, collected since the 1930's were studied by Sieverts-Doreck who proposed several new species and at least one new genus that were in part used in the literature, but were never formally established by designation of types. Sieverts-Doreck's names are adopted here using the joint authorship Sieverts-Doreck & Hess for the following new taxa: the genus *Crassicoma* n. g. that includes the type species *C. schattenbergi* n. sp., *C. feifeli* n. sp., and *C. mayri* n. sp., all known from complete cups, as well as *C. praeschattenbergi* n. sp. and *C. subornata* n. sp., known from radials and brachials only. With the exception of the comparatively sturdy *C. schattenbergi* the brachials cannot always be assigned to a given species with certainty. The genus *Saccocoma* Agassiz is represented by *S. quenstedti* Sieverts-Doreck & Hess n. sp. and *S.* cf. *tenella* (Goldfuss).

The bulk of the material is from the Lower Kimmeridgian where the possibly partly benthic *Crassicoma* forms co-existed with the pelagic *Saccocoma quenstedti*. Remains of *Saccocoma* cf. *tenella* are from the Upper Kimmeridgian but this species was also reported from the Lower Tithonian. In addition to the German material *Saccocoma longipinna* Hess n. sp. from the Kimmeridgian-Tithonian boundary of the French Alps is presented. This form was described by Verniory in 1962 as *Saccocoma* n. sp. For *Saccocoma tenella* (Goldfuss) a lectotype is proposed.

Zusammenfassung

Ein umfangreiches Material von 6547 Kelchen, Kelchteilen und Armgliedern von Saccocomiden aus der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart wird beschrieben. Die Funde wurden seit den 1930er Jahren an Fundstellen zwischen Oxfordium und oberem Kimmeridgium gesammelt und von H. Sieverts-Doreck bearbeitet; diese schlug mehrere Arten und mindestens eine neue Gattung vor, die zum Teil zwar den Weg in die Literatur fanden, aber nie formell mit Festlegung von Typen veröffentlicht wurden. Die Namen von

SIEVERTS-DORECK werden für die folgenden neuen Taxa mit der gemeinsamen Autorenschaft SIEVERTS-DORECK & HESS übernommen: *Crassicoma* n. g. mit der Typusart *C. schattenbergi* n. sp. und die ebenfalls durch Kelche belegten Arten *C. feifeli* n. sp. und *C. mayri* n. sp., sowie die durch isolierte Radialia und Brachialia vertretenen Arten *praeschattenbergi* n. sp. und *subornata* n. sp. Mit Ausnahme der robusten *C. schattenbergi* bereitet die Zuordnung der Armglieder einige Mühe. Die Gattung *Saccocoma* AGASSIZ ist durch *S. quenstedti* SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp. und *S.* cf. *tenella* (GOLDFUSS) vertreten.

Der Hauptteil des Materials stammt aus dem unteren Kimmeridgium, wo die vielleicht teilweise benthischen Vertreter von *Crassicoma* zusammen mit der pelagischen *Saccocoma quenstedti* vorkommen. Das Material von *S.* cf. *tenella* stammt aus dem oberen Kimmeridgium, wurde aber auch aus dem Untertithonium erwähnt. Im Anschluss an das süddeutsche Material wird eine von VERNIORY 1962 beschriebene, unbenannte Form aus dem Grenzbereich Kimmeridgium-Tithonium der französischen Alpen als *Saccocoma longipinna* HESS n. sp. vorgestellt. Für *Saccocoma tenella* (GOLDFUSS) wird ein Lectotyp bezeichnet.

Contents

1. Introduction 2
2. Occurrence 3
3. Localities 4
4. Morphotypes and generic classification 6
5. Brachial articulations 7
6. Methods 10
7. Systematics 11
Genus *Crassicoma* SIEVERTS-DORECK & HESS n. g. 11
Crassicoma schattenbergi SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp. 12
Crassicoma cf. *schattenbergi* 14
Crassicoma subornata SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp. 15
Crassicoma praeschattenbergi SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp. 15
Crassicoma feifeli SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp. 16
Crassicoma mayri SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp. 18
Genus *Saccocoma* AGASSIZ, 1836 19
Saccocoma tenella (GOLDFUSS, 1831) 19
Saccocoma cf. *tenella* 19
Saccocoma quenstedti SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp. 22
Saccocoma longipinna HESS n. sp. 23
8. Similar saccocomids from other localities 25
9. Taphonomy and mode of life 25
10. Phylogeny 29
11. References 30
Plates 32
Appendix: List of material 54

1. Introduction

Saccocomids are mainly known for their most prominent representative, *Saccocoma tenella*, from the Upper Jurassic Plattenkalk of Bavaria (HESS 1999, 2000). Remains of saccocomids are, however, commonly found in Upper Jurassic sediments (SIEVERTS-DORECK 1955, 1958; VERNIORY 1961, 1962a, 1962b; HESS 1972, 2000; PISERA & DZIK 1979; MANNI & NICOSIA 1984; KEUPP & MATYSZKIEWICZ 1997). The material described in this paper is preserved in the collections of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (collection numbers SMNS 64691–64847). It has been obtained from washings of marly sediments by K. SCHATTENBERG since the 1930's (SIEVERTS-DORECK 1958) and later by K. FEIFEL and was studied by HERTHA SIEVERTS-DORECK since the 1950's until her death in 1991. She has left numerous notes and drafts but no manuscript ready for press. One of the reasons for this regrettable lack certainly is the large number of isolated and mostly very small ossicles and the complexity of the material (vividly described in SIEVERTS-DORECK's notes; for example, not even the radials could be classified by her with certainty in many cases). Another reason may have been SIEVERTS-DORECK's worry to publish an "unfinished" paper that might provoke critical reactions from others (see HAUDE 1992). The present paper is in part based on the notes of SIEVERTS-DORECK to whom it is dedicated. In certain ways (lack of detailed stratigraphic record, no information on accompanying fauna, but also lack of important material mentioned by SIEVERTS-DORECK) this paper is of a preliminary nature, but I consider its publication worthwhile with the hope to stimulate future research on these fascinating crinoids.

Acknowledgments

The author extends special thanks to the responsible colleagues at the Stuttgart Museum: M. Urlichs for his help with the legacy of H. Sieverts-Doreck, G. Dietl for his support during my stay at the Museum, G. Schweigert for his valuable advice, constructive review of the manusript and transformation of Quenstedt's shorthand symbols into presently accepted stratigraphic units. The tricky nomenclatural questions were commented by G. Bloos and G. Schweigert whose help is gratefully acknowledged; the decisions presented in this paper are the author's responsibility. M. Sander (University of Bonn) kindly made GOLDFUSS' original of *Comatula tenella* available. D. Decrouet (Natural History Museum Geneva) helped with VERNIORY's original material. Thanks are also due to W. Riegraf (Münster) for information on the occurrence of saccocomid remains, to T. Baumiller (University of Michigan) for helpful suggestions, to W. Etter (Natural History Museum Basel) for his help with Fig. 15 and to K. Foellmi (University of Neuchâtel) for access to the isotope analysis of some ossicles; these were performed by Z. Bender at the Institut für Petrographie und Geochemie of the University of Karlsruhe. The scanning electron micrographs were made by D. Mathys (Zentrum für Mikroskopie, University of Basel).

2. Occurrence

In the Upper Jurassic of southern Germany remains of saccocomids have been obtained mostly from marly sediments of Lower Kimmeridgian age. Some remains are from an Oxfordian locality in Upper Franconia; a number of ossicles were collected from Upper Kimmeridgian sediments at one locality in Swabia. One species (*Saccocoma* cf. *tenella*) was reported by SIEVERTS-DORECK from the Lower Tithonian of Swabia. Detailed stratigraphical and sedimentological information is unfortunately not available for the material described in the following.

According to W. RIEGRAF (pers. comm., 2000) saccocomid remains are absent (or very rare) from Oxfordian and Lower Tithonian sediments of the Swabian Alb. They also lack in the Zementmergel (Upper Kimmeridgian) of Allmendingen and Blaubeuren near Ulm; these marls were deposited under the influence of the Tethys and contain planktonic foraminifera and radiolarians and one would have expected them to contain also remains of saccocomids. Saccocomids (*S. tenella*) are common in the Nusplingen Lithographic Limestone of similar age. In RIEGRAF's sampling remains of saccocomids are restricted to the middle part of the Lower Kimmeridgian ("Weisser Jura Gamma2") and the middle part of the Middle Kimmeridgian ("Weisser Jura Delta2"), times of significant deposition of marls (sea level rise or transgression).

As pointed out by KEUPP & MATYSZKIEWICZ (1997) remains of saccocomids are characteristic of the so-called "*Lombardia* facies" which prograded on the epicontinental platforms of the passive northern Tethyan shelf in southern Poland and the southern Franconian Alb during Late Oxfordian to Early Tithonian times. Remains of saccocomids are a significant part of Upper Jurassic pelagic limestones that also contain planctonic organisms such as radiolarians. The *Lombardia* facies marks the late transgressive systems tract as well as the presumed high stand deposits. The *Saccocoma* facies was thus deposited during phases of retrograding spongiolithic development. It appears that saccocomids from the sediments examined by KEUPP and MATYSZKIEWICZ all belong to the pelagic genus *Saccocoma*.

The saccocomids classified here in the genus *Crassicoma* are common in the Lower Kimmeridgian sponge facies of Swabia but such sediments also contain the pelagic *Saccocoma quenstedti*. It is obvious that additional field work is needed to elucidate the distribution of the *Crassicoma* and *Saccocoma* species and associated fauna in the different facies types.

3. Localities

The saccocomid material from Swabia (Schwaben), Upper Franconia (Oberfranken) and from the valley of the river Altmühl (Altmühltal) is contained in more than 200 cavity slides (Franke Zellen) numbered by the author in the Stuttgart collection. It consists mostly of disarticulated ossicles (radials and brachials), but a number of cups are also present; the ossicles from Swabia are generally better preserved than those from Franconia. According to informations (notes and draft manuscripts, sorted by the author and now preserved in the Stuttgart collection) of H. SIEVERTS-DORECK (see also SIEVERTS-DORECK 1955), the material was collected at the following localities (age names provided by G. SCHWEIGERT):

Swabia, Lacunosamergel Fm. (Lower Kimmeridgian)

Locality (original collection)	Age	SIEVERTS-DORECK's "species"
Tieringen, Kreis Balingen (Feifel) Steige*) Beuren–Erkenbrechtsweiler, Kreis Nürtingen	Platynota Zone, sponge facies Divisum Zone	*schattenbergi* *quenstedti*
Steige Neidlingen–Eckhof, Kreis Göppingen, about 100 m above the large bend on the upper slope (FEIFEL, SIEVERTS-DORECK) best material of *schattenbergi*	Hypselocyclum Zone, mud facies	*schattenbergi, feifeli*
Steige Neidlingen–Eckhof, large quarry	Platynota Zone, sponge facies	*quenstedti*
Kornberg near Bad Boll, Kreis Göppingen (FEIFEL)	Hypselocyclum Zone, mud facies	*subornata, mayri, schattenbergi, quenstedti*
Hochalb near Auendorf, Kreis Göppingen	Platynota Zone, sponge facies	*subornata, mayri, feifeli, quenstedti*
Hardtberg near Reichenbach im Täle, Kreis Göppingen, ascent to cross on the summit	Base of Platynota Zone	*subornata, mayri*
Hardtberg near Reichenbach im Täle	Divisum Zone	*feifeli, quenstedti*

Slopes of Michelsberg above Unterböhringen, Kreis Göppingen (Feifel)	Platynota Zone, mud facies	*subornata, mayri, schattenbergi, quenstedti*
Slopes of Michelsberg towards Unterböhringen	Platynota Zone, mud facies	*quenstedti*
Lower Roggenmühle in the Eyachtal, beginning of the Steige to Steinenkirch near Geislingen (sampled by J. Schmidt 1946)	Platynota Zone	*schattenbergi, quenstedti*
Himmelreich near Bargau, Kreis Schwäbisch-Gmünd	Platynota Zone, mud facies	*subornata*

*) "Steige" means a steep road

Swabia, Untere Felsenkalke Fm. (Upper Kimmeridgian)

Steige Burladingen–Stetten		*quenstedti*
Bossler near Gruibingen, Kreis Göppingen	Acanthicum Zone, sponge facies	*quenstedti*
Steige Beuren–Erkenbrechtsweiler, Kreis Nürtingen, small abandoned quarry at the upper end of the Steige	Acanthicum Zone, sponge facies; reddish marly layer below a 1 m thick limestone bed with numerous platychonians	*feifeli, quenstedti*

Swabia, Hangende Bankkalke Fm. (Lower Tithonian)

Steige Urach–Sirchingen, about 1 km before Sirchingen (Feifel)	Hybonotum Zone, sponge facies	n. sp., cf. *tenella*

Note. – Sieverts-Doreck (1955) assigned this locality (Nr. 12; Steige from Urach to Sirchingen, abandoned quarry about 1 km before Sirchingen) to the "Weissjura Epsilon", but this corresponds to the sponge facies of Hangende Bankkalke Fm. and is thus Lower Tithonian (G. Schweigert, pers. comm., 2002). In the "Weissjura Zeta" (Lower Tithonian) she mentioned the localities 13 (Nusplingen), 14 (quarry at the upper end of the Steige from Tailfingen to Neuweiler) und 15 (quarry of the cement factory Gerhausen near Blaubeuren, zoogenic facies of the Zementmergel). The material labelled *Saccocoma* n. sp., cf. *tenella*, is contained in slides 192–195 and was collected by Feifel; it is from locality 14, uppermost "Malm δ" (= Eudoxus Zone, according to G. Schweigert), the quarry is now filled up.

Upper Franconia, Würgau reef complex, "Malm Alpha" (Oxfordian), "Beta" and "Gamma" (Lower Kimmeridgian)

Würgau, quarry Höllein	Bimammatum Zone	*schattenbergi, mayri*
Würgau, quarry Höllein	Divisum Zone	*schattenbergi*
Stammberg near Peulendorf (type locality of *schattenbergi*)	Planula Zone	*schattenbergi, mayri, crassipligma*
Stammberg near Peulendorf (Sieverts-Doreck's planned type locality for *mayri*)	Divisum Zone	*schattenbergi, mayri*

Note. – Not all the localities and “species” mentioned in Sieverts-Doreck’s notes or draft manuscripts are represented in the available slides. This is also true of material of *C. schattenbergi* from the Bimammatum Zone (expressed in Textfig. 14 with a question mark).

4. Morphotypes and generic classification

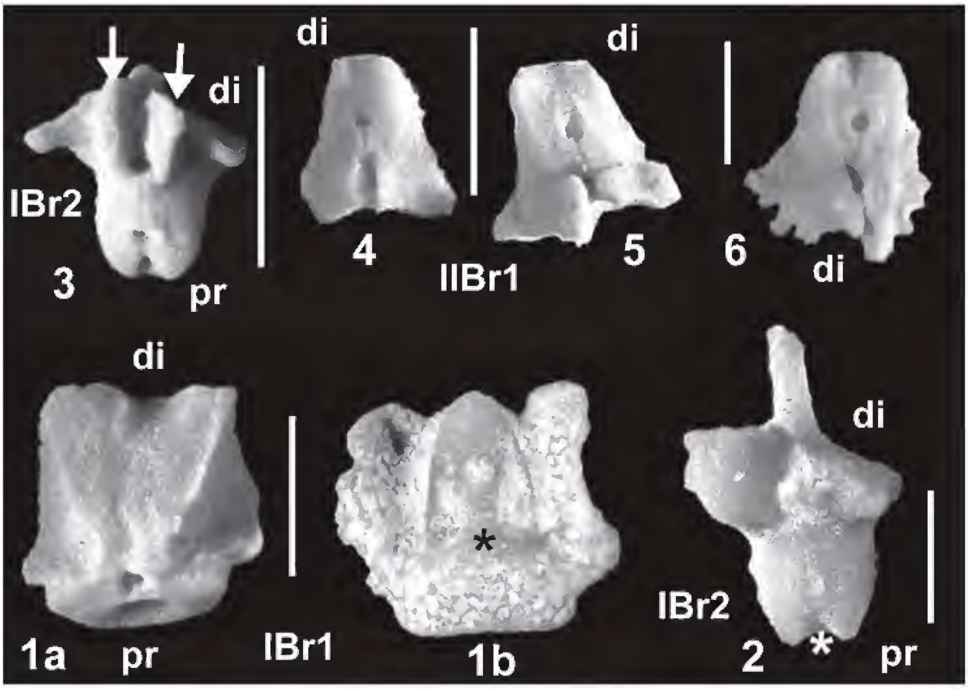
The saccocomids of the Upper Jurassic of southern Germany basically belong to three morphotypes (Sieverts-Doreck’s “Formgruppen”) that may be distinguished by cup morphology (including presence or absence of distinct basals), width of radial articular facets, ornamentation of cup and presence or absence of dish-like wings (Jaekel’s [1892] “Schwimmplatten”) on proximal brachials.

1. Cup more or less thick-walled, without lateral processes or spines, proximal brachials without lateral wings. This is Sieverts-Doreck’s “*schattenbergi*-Gruppe”, for which she reserved the new genus *Crassicoma*.
2. Cup thin-walled, with lateral processes or spines, proximal brachials without wings. This is Sieverts-Doreck’s “*quenstedti*- Gruppe”.
3. Cup thin-walled, without lateral processes or spines, proximal brachials with lateral wings. This is the group of *Saccocoma tenella*.

In her notes Sieverts-Doreck assigned to these morphotypes a number of “species”. For example, the group of *schattenbergi* contains *schattenbergi*, *feifeli*, *subornata* and *mayri*. The group of *quenstedti* consists mainly of this form, but Sieverts-Doreck’s notes hint at a certain overlapping of the *quenstedti* und *tenella* groups. The stratigraphically older forms that first appear in the Lower Kimmeridgian with the representative *schattenbergi* are quite different from the younger forms (*quenstedti* und *tenella*). I thus recognize in the present paper two genera, *Crassicoma* with 5 species, *schattenbergi*, *praeschattenbergi*, *mayri*, *feifeli* and *subornata*, and *Saccocoma* with 2 species, *tenella* and *quenstedti*. Other species mentioned by Sieverts-Doreck in her notes, such as *crassipligma*, *pentangula* in the *schattenbergi* group (= *Crassicoma*) and *perplexa* = *spinosa* in the *quenstedti* group (= *Saccocoma*), cannot at present be defined in a proper way. “*Saccocoma mayri*” is represented in Sieverts-Doreck’s documents by photographs of several characteristic cups from the Planula Zone (“Malm β”) and the Divisum Zone (“Malm γ3”) of Stammberg near Peulendorf, but these cups could unfortunately not be located in any of the slides. However, one incomplete but otherwise well-preserved cup is available in a slide from Würgau to define the species. Sieverts-Doreck has also used other generic names in her notes, such as *Eosaccocoma* for *schattenbergi*, but I have retained those names that were already mentioned in the literature (Verniory 1961, 1962; Hess 1972, 2000; Manni & Nicosia 1984). Typical specimens of the four main representatives of *Crassicoma*, namely *schattenbergi*, *praeschattenbergi*, *feifeli* and *subornata* are easily recognized, but there are many ossicles (radials and primibrachials) that are intermediate between one or the other of these species. They are described and figured in relation to the most similar species. The radials of two of the species recognized here, *subornata* and *praeschattenbergi*, are of similar size and have a similar surface structure. They may be distinguished by their inner side and by their thickness (the *praeschattenbergi* radials are very compact and show open nerve canals on the inner side). The open nerve canals of the *praeschattenbergi* radials suggest that they may represent the juvenile stage of a larger species with now overgrown canals, such as *schattenbergi* occurring in the same strata. The material is, however, not large enough to demonstrate corresponding growth stages and I therefore propose to consider *praeschattenbergi* as a separate species for the time being. With some exceptions secundibrachials are more difficult to classify and a number of assignments are provisional. A glossary of frequently used terms is given in Pl. 1 where radials and brachials from different species of the genus *Crassicoma* are figured.

5. Brachial articulations

Brachial articulations are best seen on the comparatively sturdy and therefore well-preserved brachials of *Crassicoma schattenbergi*. They may be summarised as follows: R-IBr1 = muscular (with an angle of about 60° between ligamentary and

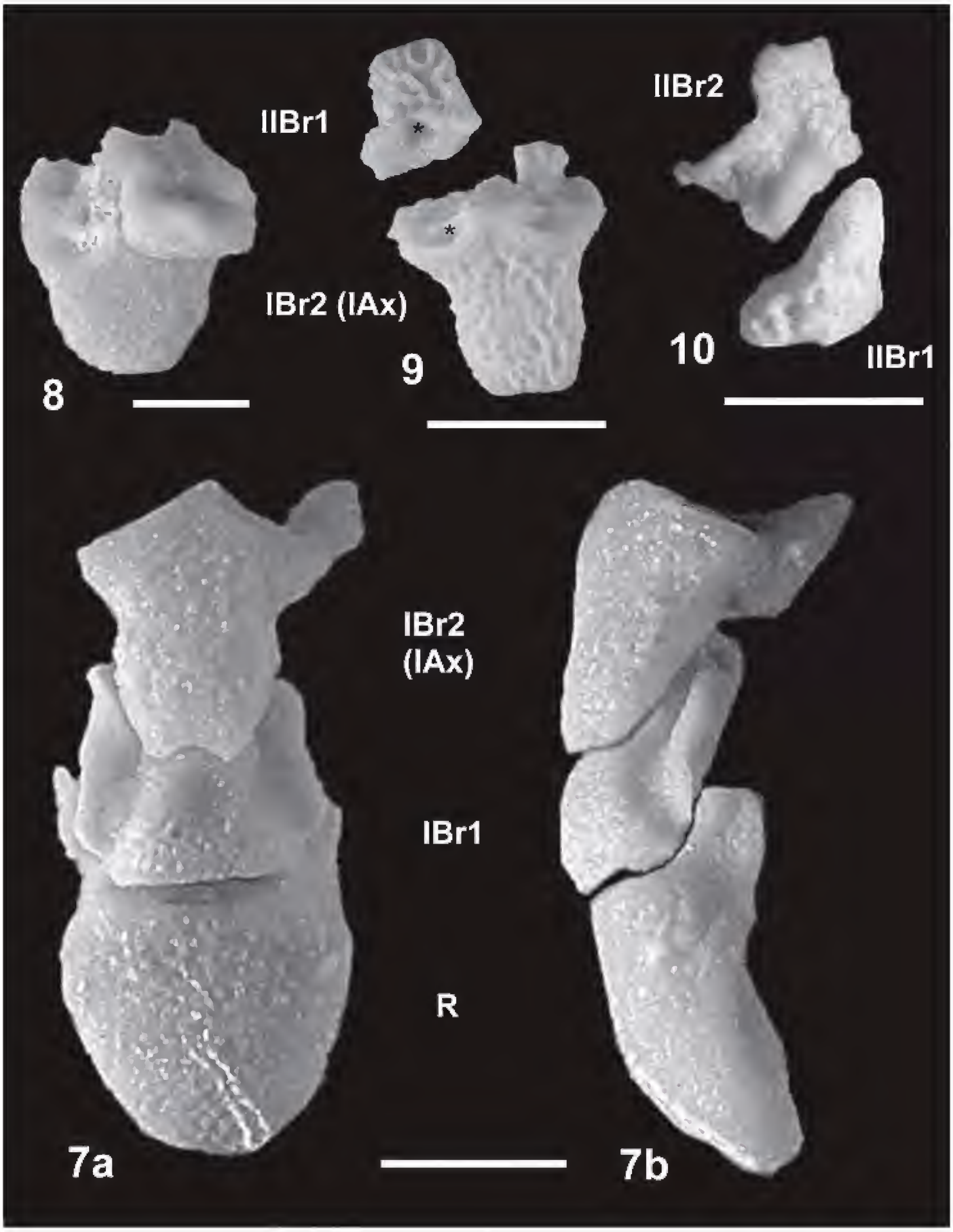


Figs. 1–6. “Blocked” cryptosynarthries of *Crassicoma schattenbergi* Sieverts-Doreck & Hess n. g. n. sp., Lower Kimmeridgian.
(**1**) First primibrachial (IBr1, slide 17, Stammberg, SMNS 64691) (a) proximal/interior view, (b) distal/exterior view; (**2**) interior/proximal view of second primibrachial with intact interradial process (IBr2, slide 21, Stammberg, SMNS 64692); (**3**) interior/proximal view of IBr2, note wings (arrows) flanking deep ambulacral furrow (IBr2, slide 27, Stammberg, SMNS 64693); (**4**, **5**) distal view of first secundibrachials (IIBr1) (slide 49, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64694, see also Textfig. 10; SMNS 64695); (**6**) proximal view of first secundibrachial with scalloped muscle fields on left side (IIBr1, slide 37, Stammberg, SMNS 64696, see also Pl. 2) (Photographs Hess). * = point of articulation, pr = proximal, di = distal. – Scale bars = 1 mm.

muscular parts (Textfigs. 1a, 7); IBr1 – IBr2 (IAx) = "blocked", sloping cryptosynarthrial (Textfigs. 1b, 7); IAx – IIBr1 = muscular (with an angle of about 45° between ligamentary and muscular parts) (Textfig. 8); IIBr1 – IIBr2 = "blocked", sloping cryptosynarthrial (Textfigs. 4–6); IIBr2 – IIBr3 = muscular (commonly with scalloped muscle areas) (Pl. 2); IIBr3 – IIBr4 = cryptosynarthry or synostosis (non-sloping = perpendicular to arm axis) (Pl. 2); IIBr4 – IBr5 = muscular (ligamentary part elevated, muscle fields scalloped and lower) (Pl. 2); IIBr5 – IIBr6 = synostosis (according to Sieverts-Doreck in her notes). Higher brachials of *C. schattenbergi* appear to have only muscular articulations, but Sieverts-Doreck mentioned in her notes also the occurrence of synostoses. This could not be ascertained with the available material. The distribution of articulation types of *C. schattenbergi* thus corresponds to that of *Saccocoma tenella* which is known from complete specimens. It may be assumed that it also corresponds to the other *Crassicoma* species described in the present paper. For the "blocked" cryptosynarthries between the primibrachials and the first two secundibrachials Sieverts-Doreck planned to use the term "fulcro-synarthry". It is characterized by a weak fulcral ridge on the distal face of the proximal brachial and a corresponding weak median furrow on the proximal face of the distal brachial; the shallow ligament fossae are along the edge of the ossicle. I prefer to use the name "blocked" cryptosynarthry because typical synarthries have fulcral ridges on opposite facets.

Pinnule sockets only occur in distal brachials, not in proximal brachials up to IIBr4 or 5 so that there is a proximal pinnule gap. The number of pinnule-bearing brachials is quite small. It may be assumed that pinnules or ramules occurred in a way comparable to *Saccocoma tenella*.

I have followed in most cases Sieverts-Doreck's arrangement of the proximal brachials on the hypothetical arms. In her notes or draft manuscripts no reconstruction of the proximal or indeed of any arm region could be found. I have therefore tried to arrange the different brachials on the base of their articular facets. The match between radial and the two primibrachials of *C. schattenbergi* is good (Textfig. 7). The combination of the axillary IBr2 with the first secundibrachial (IIBr1) and of the IIBr1 with the second secundibrachial (IIBr2) is hampered by the fact that either the first two secundibrachials cannot readily be distinguished or that there are hardly any IIBr1 ossicles in the material. One possible combination (Pl. 2; Textfigs. 9, 10) shows a primaxillary with the first two secundibrachials. As expected (and known from *Saccocoma tenella*) IBr2 and IIBr1 form an angle of about 45° so that the arm bends away from a vertical position at this point (see also Textfig. 8). However, the IBr2 and IIBr1 do not match well because there is a certain gap between the muscle fields (Textfig. 8; Pl. 2), by contrast the aboral ligament fossae match (Textfig. 9). In addition, the scalloped muscle fields of IIBr1 interfere to some extent with the median interradial prolongation of the axillary IBr2 (Textfig. 8). For this reconstruction first secundibrachials that are almost triangular in side view were chosen; the muscular and cryptosynarthrial facets form an angle of 60°-70° (Pl. 2). Pl. 2 also shows a second secundibrachial (IIBr2) with a good match between its presumed proximal cryptosynarthrial facet and the corresponding distal facet of the IIBr1. This secundibrachial has a presumed distal muscular facet which is bent but otherwise almost parallel to the cryptosynarthrial facet. This is unfortunately the only such brachial in the material. Sieverts-Doreck did not refer to the articulation between IBr2 and IIBr1. She thought that the brachials with a triangular outline were second



Figs. 7–10. *Crassicoma schattenbergi.* Sieverts-Doreck & Hess n. g. n. sp, Lower Kimmeridgian. (7) Exterior (a) and lateral view (b) of radial (R) and primibrachials (IBr), see also Pl. 2, Stammberg (R, slide 14, SMNS 64697; IBr1, slide 17, SMNS 64698; IBr2, slide 21, SMNS 64699, with partly intact muscle field on the right side, left muscles field broken off); (8) exterior/distal view IBr2 (slide 75, Michelsberg, SMNS 64700) and IIBr1 (slide 34, Stammberg, SMNS 64701) see also Pl. 2; (9) exterior view of IBr2 (slide 67, Kornberg, SMNS 64702) and first secundibrachial (IIBr1) with proximal facet (slide 66, Kornberg, SMNS 64703, see also Pl. 5, fig. 14) with well-matching aboral part of the muscular facets (* aboral ligament fossae); (10) lateral view of IIBr1 (slide 49, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64694, see also Textfig. 4) and IIBr2 (slide 34b, Stammberg, SMNS 64705, see also Pl. 2) (Photographs Hess). – Scale bars = 1 mm.

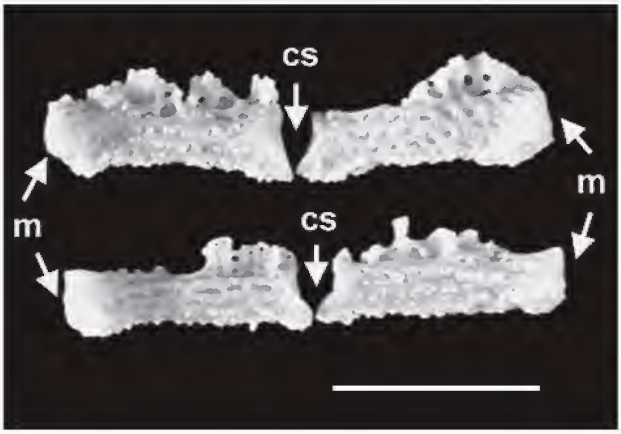


Fig. 11. *Saccocoma quenstedti* Sieverts-Doreck & Hess n. sp., Lower Kimmeridgian, Michelsberg (slide 188, SMNS 64706–64709); lateral view (aboral side up) of secundibrachials with a bent muscular facet (m) at one end and a cryptosynarthrial facet (cs) at the other. All brachials from this slide are mirror images whose facets do not match (Photographs Hess). – Scale bar = 1 mm.

secundibrachials (see Pl. 3, Figs. 6–7) and combined them with third secundibrachials (IIBr3) that have a bent, scalloped proximal muscular facet (Pl. 3, Fig. 5) and a distal synostosial facet (Pl. 3, Figs. 8–9). This combination is shown in Pl. 5, Figs. 1–4. The match is quite good but we are left with the problem of the missing first secundibrachial. The scalloped muscle fields of these facets indicate strong muscular activity of the animals during life. The distal facet of the IIBr3, a very flat cryptosynarthry or, better, a synostosis (Pl. 3, Figs. 8–9) connects to the IIBr4; in view of the overall similarity of IIBr3 and IIBr4 it is not always possible to know in which position they originally were. Problems also exist in the more distal brachials of *Saccocoma quenstedti*. In slide 188, for example, all brachials have a bent muscular facet at one end and a sloped cryptosynarthrial facet at the other end. As shown by Text-fig. 11 these facets do not match and it is something of an enigma how the brachials connected.

6. Methods

The slides with the material as assembled and sorted by Sieverts-Doreck have been numbered by the author so that ossicles removed from the slides can be traced back to the original slides.

In a first step the different forms or species have been differentiated on the basis of cups and/or isolated radials. In a second step the primibrachials have been assigned to the "cup species", followed, in a third step, by the proximal secundibrachials and further brachials, wherever possible.

A few SEM pictures were taken by W. E. Reif around 1980 for Sieverts-Doreck (see Pl. 3). Most of the scanning electron micrographs are from gold coated (20 nm) samples photographed by Daniel Mathys at the Zentrum für Mikroskopie of the

University of Basel using a Philips XL30 ESEM. A large number of microscopic pictures were taken by the author with a Nikon Coolpix mounted on a Leica stereomicroscope (enlargements up to x48, partly using camera zoom). In view of their generally reduced depth of field only a limited number of these photographs have been used for the present paper; the whole collection is contained on a CD-ROM (372 pictures) deposited with the material in the Stuttgart Museum. These pictures with attached text can be examined with FotoStation. They are also contained in a Word for Windows document ("SaccocomaPictures"). The microphotographs have been numbered from the bottom up on the plates, starting from the cup or the radials (proximal or aboral position), followed by the proximal and the distal brachials (distal or oral position upward), thus representing their position during life. In line with current usage the terms "oral" and "aboral" are preferred to "ventral" and "dorsal"; however, for the views of individual ossicles I have preferred the easier terms "exterior", "interior" and "lateral". In a number of ossicles with sloping facets (e.g. the first primibrachials, IBr1) the interior view also shows the proximal facet and the exterior view the distal facet, this is expressed as "interior/proximal" or "exterior/distal" view.

7. Systematics

The following species names were proposed by SIEVERTS-DORECK in her notes and draft manuscripts and were consequently used by several authors (VERNIORY 1961, 1962a, 1962b; TURNER 1965; HESS 1972). However, no type specimens were designated and no type locality and horizon were published. In addition, published descriptions are very brief and do not include a discussion of variability and relationships. The same is true for the proposed genera which were used by SIEVERTS-DORECK somewhat inconsistently. TURNER (1965) suggested that the names *Saccocoma schattenbergi* and *S. feifeli* (and also *S. quenstedti*) are available according to ICZN Art. 13. I have adopted SIEVERTS-DORECK's names using the joint authorship SIEVERTS-DORECK & HESS. The different taxa are formalized by designation of types and characterized according to present usage. A preliminary report on this material has been published by the author (HESS 2000).

Order Roveacrinida SIEVERTS-DORECK *in* MOORE et al., 1952
Family Saccocomidae D'ORBIGNY, 1852

Diagnosis. – Cup bowl-shaped, composed of radials that may be thick-walled in early forms, basals small or vestigious; minute central piece may be present, but mostly fused with basals; radials and brachials in advanced forms with lightened skeleton as well as wings, some forms with spines on the cup; one form without arms but oral cover plates.

Genus *Crassicoma* SIEVERTS-DORECK & HESS n. g.

[*Crassicoma* SIEVERTS-DORECK, manuscript name]

Type species: *Crassicoma schattenbergi* n. sp.

Derivation of name: After the relatively thick-walled cup of the type species (in comparison with *Saccocoma tenella*).

Diagnosis. – Cup low, composed of thick-walled to thinner radials with interradial processes and basals that may be fused with a central piece, radial cavity shallow; aboral pole sunk or with protruding knob; radials articulated to each other by flat synostoses; outer surface of radials coarsely reticulate or pitted to finely rugose, without median ribs; lower edge truncated; muscle fields of radials strongly developed, attached to the dagger-like interradial processes, in some forms encroaching from the base of the processes on the inner wall of the radial; first primibrachials high and flat with narrow profile, with wing-like lateral processes apparently forming a protective wall around the oral side of the cup, proximal facet with ligamentary part forming an angle of 60° to 80° with the commonly scalloped muscle fields situated on the inner side, distal facet a flat cryptosynarthry visible on about half the outer surface and nearly parallel (angle about 20°) to the inner side.

Crassicoma schattenbergi Sieverts-Doreck & Hess n. sp.

[*Saccocoma schattenbergi* Sieverts-Doreck, manuscript name]

1962 *Saccocoma schattenbergi* Sieverts-Doreck (in coll.). – Verniory, 1962a, p. 390; 1962b, p. 394.

1965 *Saccocoma schattenbergi* Sieverts-Doreck in Verniory, 1961. – Turner, p. 393.

1972 *Saccocoma* cf. *schattenbergi* Sieverts-Doreck (manuscript name). – Hess, p. 633, figs. 37, 39–41, 46–53, 59–60, 63.

1979 *Saccocoma schattembergi* Sieverts-Dorek (*nomen manuscriptum*). – Nicosia & Parisi, pp. 321, 324.

Holotype: Cup with basals, Pl. 4, Fig. 1 (slide 1, SMNS 64734, designated by Sieverts-Doreck); diameter: 4 mm, height 2.1 mm.

Paratypes: Cup, Pl. 4, Fig. 2 (slide 2, SMNS 64735); radial, Textfig. 7 (slide 14, SMNS 64697); IBr1, Textfig. 7 (slide 17, SMNS 64698); IBr2, Textfig. 7 (slide 21, SMNS 64699), all Lower Kimmeridgian, Stammberg; radial, Pl. 4, Fig. 6 (slide 46, SMNS 64739), Lower Kimmeridgian, Neidlingen-Eckhof.

Derivation of name: Dedicated to K. Schattenberg who collected most of the Franconian material described in this paper.

Type locality and horizon: Stammberg, Lower Kimmeridgian ("Malm β" = Planula Zone), holotype; Lower Kimmeridgian ("Malm γ3", Divisum Zone), paratypes.

Stratigraphic and geographic distribution: Kimmeridgian (Platynota Zone to Divisum Zone), Swabia (Steige Neidlingen-Eckhof, Kornberg); Kimmeridgian (Planula Zone to Divisum Zone), Franconia (Stammberg).

Material: see Appendix. The list given in the Appendix includes the typical thick-walled *schattenbergi* radials and all brachials that can be assigned to the type species or to comparable species (*Crassicoma* cf. *schattenbergi*). The best material (radials and brachials) are from a locality at the Steige Neidlingen-Eckhof, about 100 m above the large curve (Hypselocyclum Zone). However, Stammberg in Franconia has been selected as the type locality because of the presence of complete cups in the Lower Kimmeridgian (Planula Zone and Divisum Zone).

Diagnosis. – Cup rather large, composed of thick-walled radials with finely rugose to pitted outer surface and truncated lower edge, interradial processes of radials with triangular cross-section, muscle fields attached to process facing the axial canal, ligamentary part of articulation facet sunk between the processes, openings for nerve canals not exposed on inner side of radials; aboral pole sunk, with five small basals and central piece; first primibrachials flat, with scalloped wing-like processes; second primibrachial (primaxillary) with interradial spine, ligamentary part and muscle fields at an angle of more than 90°, muscular areas supported orally by pillars; distal facet of first secundibrachial with cryptosynarthry; distal facet of second secundibrachial with sunken muscle fields; synostosial articulation between third and fourth secundibrachials; further brachials mostly dumb-bell shaped, pinnules present, but few.

Description. – Cup/radials: *Crassicoma schattenbergi* is a large saccocomid. The cups are low and composed of thick-walled radials with pronounced dagger-like interradial processes that are triangular in cross-section; the outer surface of the radials is finely rugose or pitted and the lower edge truncated. The radials are broadly joined by a flat synostosis. The ossicles consist of essentially two layers (Pl. 3, Fig. 2, at the bottom): an outer layer with loose stereom and an inner layer with denser stereom that contains the nerve canals. The articular facet consists of two parts (Pl. 4, Fig. 6a). The horizontal space at the base of the processes has a broad aboral ligamentary pit and a ridge with a large axial canal and adjoining interarticular ligament fossae (Pl. 4, Fig. 6a; Pl. 5, Fig. 8). The scalloped muscle fields are on the radially directed flank of the processes and form an angle of more than 90° with the ligamentary part of the facet. The aboral pole is sunk, with 5 small but distinct basals and a centrale (Pl. 4, Fig. 4).

The IBr1 are leaf-like, with a thicker proximal part whose articular facet has a horizontal ligamentary part that corresponds to the radial; the inner side has a V-shaped central part with a broad, flat furrow, flanked by two triangular exterior wings that carry the scalloped muscle fields with 4 lobes (Pl. 1, Fig. 6). The muscle area thus forms an angle with the ligamentary area similar to that of the corresponding area on the radial. The outer (aboral) side has a short elevated proximal part with a reticulate surface that prolongs onto the side wings and a long, broadly triangular "blocked" cryptosynarthry with a large, almost rectangular, central canal (Pl. 3, Fig. 3). The side wings may have been in contact in the living animal, forming a protective wall around the body cavity. Smaller ossicles are thicker, with the narrow synarthrial facet somewhat protruding (Pl. 4, Fig. 12); the ambulacral furrow on the inner side (between the muscle fields) is deeper than in the larger ossicles.

The second primibrachials (IBr2) or first axillaries (IAx) are wedge-shaped or flat-triangular in side view (Textfig. 7b; Pl. 2); the proximal facet is a cryptosynarthry corresponding to the distal facet of the IBr1; some well-preserved ossicles have a long interradial spine separating the two distal muscular facets (Textfig. 2; Pl. 4, Fig. 15; Pl. 5, Fig. 12); these facets have a ligamentary part with aboral ligament pit, ridge and inconspicuous interarticular ligament pits that is at a right angle to the long axis (Pl. 5, Fig. 11); in side view the muscle fields are more or less in prolongation of the proximal cryptosynarthry, thus forming an angle of about 135° with the ligamentary part (Textfig. 7b; Pl. 2). Some of the smaller ossicles have a proximal facet with the cryptosynarthry (about 2/3 of the facet) followed distally by two wings flanking a rather deep furrow (Textfig. 3).

As discussed in Section 5 a distinction between first and second secundibrachials is difficult in the available material. In any case, IIBr1 or IIBr2 are nearly triangular or wedge-shaped, with one muscular and one cryptosynarthrial facet (Textfigs. 4–6, 10; Pl. 2; Pl. 5, Figs. 3, 13). As a rule these facets form an angle of about 45° with the arm axis. The muscular facets of these brachials are scalloped and bent (Pl. 3, Figs. 6, 7; Pl. 5, Figs. 16–17).

The third secundibrachial (IIBr3) is characterized by a proximal muscular facet and a very flat distal cryptosynarthry or, better, a synostosis. The ossicles are comparatively short and the two facets subparallel (Pl. 5, Figs. 2, 4). The scalloped muscle fields of the proximal facet are deepened (Pl. 2; Pl. 3, Fig. 5; Pl. 5, Fig. 18); the distal facet is a horseshoe-shaped synostosis (Pl. 3, Figs. 8, 9; Pl. 5, Fig. 19).

The proximal facet of the fourth secundibrachial (IIBr4) is the mirror image of the distal facet of third secundibrachial (Pl. 2), the muscle fields of the distal facet are sunk.

Fifth secundibrachials (IIBr5) have not been defined with certainty, but the brachials following IIBr4 become progressively more elongate (Pl. 5, Fig. 22) and dumb-bell shaped in exterior or interior view (Pl. 5, Figs. 20, 23, 25). Articulations are muscular (Pl. 5, Figs. 20–23, 25), with a deep aboral ligament pit visible from the outside (Pl. 3, Fig. 10); on some better preserved ossicles are wings for the attachment of the muscles (broken off in most brachials) (Pl. 5, Fig. 25). Some secundibrachials of unkown position have a (proximal?) muscular and a (distal?) synostosial facet (Pl. 5, Fig. 24). Only a small percentage of the brachials (10 % or less) have pinnule sockets (Pl. 5, Figs. 26, 27).

Relationships. – *Crassicoma schattenbergi* has a compact cup, quite different from the strongly developed reticulate structure of *Saccocoma quenstedti* and *S. tenella* where the skeleton is reduced to the supporting elements: it also lacks wings or processes on the brachials (Schwimmplatten).

The cup of *schattenbergi* superficially resembles the equally sturdy *Pseudosaccocoma*, a species where the cup is covered by a compact layer of calcite and whose arms are unknown. According to Kästle (1982) *Pseudosaccocoma* has a dicyclic cup that is completely overgrown by the first columnal (called "Hüllkörper" by Bachmayer 1958) and is therefore not related to the Saccocomidae but rather to the Isocrinidae.

Articulation types observed here correspond to those of pelagic Saccocomidae (*Saccocoma tenella*, see Hess 1999) and to representatives of other Roveacrinida (Sieverts 1933; Peck 1943, 1948; Destombes 1984). All these Roveacrinida have strongly imbricating proximal brachials (IBr1 – IBr2 and IIBr1 – IIBr2) united by cryptosynarthries; there is also a pronounced pinnule gap on the proximal arms. Differences in cup shape, presence of centrale (fused infrabasals?) and basals, development of processes for the attachment of muscles, presence of spines and wings as floating aids appear to be adaptations to different lifestyles of these crinoids and are thus an expression of morphological plasticity.

Crassicoma cf. *schattenbergi*

A large number of radials are similar in outline to the typical thick-walled *schattenbergi* radials, but they are thinner, with an outer surface that is more strongly pitted or reticulate (Pl. 4, Figs. 7–10; Pl. 5, Figs. 5–9). Because the radials are thinner their nerve canals to the basals are more visible on the inner side (Pl. 4, Figs. 7, 8b; Pl. 5, Fig. 9). The majority of the radials occur together with the more typical *schattenbergi* radials; an ecophenotypic variation therefore seems unlikely. In accordance with Sieverts-Doreck in her notes they are here considered as a variety, but they may also belong to a separate species. Typical radials of *C. subornata* have a more finely sculptured surface. The first primibrachial with weakly sculptured surface (Pl. 4, Fig. 11) is provisionally assigned to *schattenbergi*, it may belong to another species.

Crassicoma praeschattenbergi SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp.

[*Saccocoma prae-schattenbergi* SIEVERTS-DORECK, manuscript name]

Holotype: Radial, Pl. 6, Fig. 4 (slide 146, SMNS 64777, designated by HESS); width 0.8 mm, height 0.9 mm.

Paratypes: Radial, Pl. 6, Fig. 1 (slide 130, SMNS 64775), height and width 0.8 mm; radial Pl. 1, Fig. 2 and Pl. 6, Fig. 2 (slide 130, SMNS 64711), Himmelreich near Bargau.

Derivation of name: Considered to be closely related to *schattenbergi*.

Type locality and horizon: Himmelreich near Bargau, Lacunosamergel Fm., Lower Kimmeridgian.

Stratigraphic and geographic distribution: Kimmeridgian (Platynota Zone), Swabia (Himmelreich near Bargau, slopes of Michelsberg)

Material: see Appendix.

Diagnosis. – Radials small, low, rather thick-walled, with broad interradial processes, surface finely rugose, muscle fields strongly encroaching on inner side, openings for commissure and canals to basals exposed on inner surface; basals well developed.

Description. – This is a small species known mainly from radials (at least it has not been possible to assign brachials with certainty). The radials are low, rather thick-walled, with broad interradial processes and a finely sculpured, convex surface. The lower edge is notched, indicating the presence of distinct basals (Pl. 6, Fig. 4). The aboral ligament pit of the articular facet is large and visible on the outer surface (Pl. 6, Fig. 1), the nerve canal is rounded rectangular and the adjoining shallow interarticular fossae are of similar size (Pl. 6, Figs. 1–3). The inner surface shows not only the lateral openings for the ring commissure but also the opening of the nerve canals to the basals (Pl. 1, Fig. 2). The muscle fields strongly encroach on the inner side of the radials (Pl. 1, Fig. 2; Pl. 6, Fig. 3). A number of brachials may belong to this species, assignments are based on the finely sculptured surface, size, morphology of articular facets and occurrence. They include broad (Pl. 6, Fig. 7) or narrower (Pl. 6, Fig. 8) first primibrachials with cryptosynarthrial facets of different length. The matching pair of slender, first and second primibrachials (Pl. 6, Figs. 9–10) may also belong to this species. The same is true for a IIBr2 with a proximal cryptosynarthrial facet (Pl. 6, Fig. 11) and a IIBr3 whose distal facet is a very narrow synostosis (Pl. 6, Fig. 12). Assignment of the brachial in Pl. 6, Fig. 13, perhaps the proximal facet of a IIBr1, is more doubtful. Distal secundibrachials with muscular facets are figured in Pl. 6, Figs. 14–15.

Relationships. – The radials of *praeschattenbergi* have a surface structure that is similar to that of *C. subornata*. They may be distinguished by their inner side and by their thickness (the *praeschattenbergi* radials are very compact and show open nerve canals on the inner side). It cannot be ruled out that *praeschattenbergi* radials may represent the juvenile stage of *schattenbergi* occurring in the same strata, but they could also be the result of paedomorphosis and thus belong to a distinct species.

Crassicoma subornata SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp.

[*Saccocoma subornata* SIEVERTS-DORECK, manuscript name]

1972 *Saccocoma* cf. *subornata* SIEVERTS-DORECK (manuscript name). – HESS, p. 633, figs. 14, 17–21, 58, 62.

1979 *Saccocoma subornata* SIEVERTS-DOREK (*nomen manuscriptum*). – NICOSIA & PARISI, pp. 321, 324.

Holotype: Radial, Pl. 7, Fig. 2 (slide 137, SMNS 64789, designated by Hess); width 0.8 mm, height 0.9 mm.

Paratypes: Radial, Pl. 1, Fig. 3 and Pl. 7, Fig. 6 (slide 114, Michelsberg, SMNS 64712); IBr1, Pl. 7, Fig. 9 (slide 132, Himmelreich, SMNS 64795); IBr2, Pl. 7, Fig. 13 (slide 133, Himmelreich, SMNS 64799); all Lacunosamergel Fm., Lower Kimmeridgian.

Derivation of name: After the weakly sculptured radials.

Type locality and horizon: Michelsberg, Lower Kimmeridgian (Lacunosamergel Fm., Zone of *Sutneria platynota*).

Stratigraphic and geographic distribution: Kimmeridgian (Platynota Zone – Hypselocyclum Zone, mostly mud facies) in the Swabian Alb between Erkenbrechtsweiler (southwestern part) and Heubach (Bargau, northeastern part of the area).

Material: see Appendix; it contains numerous cups and radials, one isolated basal cone and isolated primibrachials (IBr1 and IAx).

Diagnosis. – Radials thin, aborally straight, not curved, surface only weakly rugose, articular facet with large muscle fields that encroach from the side wall of the interradial processes on the inner wall to form distinct notches; lower edge of radials broad, indicating presence of rather large basals; primibrachials rather long and slender; more distal brachials dumb-bell shaped with weakly rugose surface.

Description. – The radials are thin and rather high, aborally straight, not curved; the articular facet has large muscle fields that encroach from the side wall of the interradial processess on the inner wall (Pl. 7, Figs. 4 and 6). The lower edge of the radials is rather broad, indicating a relatively large basal circlet, in some radials the edge is notched (Pl. 7, Fig. 6) for the articulation with distinct basals. The surface of the radials is only weakly sculptured in most radials (Pl. 7, Figs. 2–3, 5). On the inner side the nerve canals of the ring commissure are partly exposed (Pl. 7, Figs. 4, 6), but the paired nerve canals to the basals are mostly enclosed within the radials with just the openings visible (Pl. 1, Fig. 4; Pl. 7, Fig. 4). Brachials assigned to this species have a surface structure similar to that of the radials (Pl. 7, Figs. 9, 13, 23, except Fig. 21 whose surface structure resembles *C. schattenbergi*). The first primibrachials are comparatively slender, with a roughly rectangular cryptosynarthrial distal facet and a more or less circular axial canal (Pl. 7, Fig. 9); the second primibrachials are also mostly slender (Pl. 7, Fig. 12). The secundibrachials include cryptosynarthrial (Pl. 7, Figs. 14–15, 17), synostial (Pl. 7, Figs. 19–20) and muscular facets (Pl. 7, Figs. 16, 18, 22, 23). The more distal brachials are constricted around the middle part and are thus strongly dumb-bell shaped (Pl. 7, Figs. 22–23).

Relationships. – *C. subornata* differs from *C. schattenbergi* by its thinner, aborally straight radials; the interradial processes are also thinner and the muscle fields encroach more strongly on the inner side. On their surface *C. subornata* radials and brachials are more finely sculptured. The first primibrachials of *C. subornata* have less developed exterior wings and their cryptosynarthrial facet is roughly rectangular with a circular axial canal, not triangular with a more rectangular axial canal. *C. praeschattenbergi* has much sturdier, lower radials with partly exposed nerve canals.

Note. – A number of radials assigned to *C. subornata* are rather narrow (Pl. 7, Fig. 7) indicating a comparatively higher cup; they may be juvenile.

Crassicoma feifeli Sieverts-Doreck & Hess n. sp.

[*Saccocoma feifeli* Sieverts-Doreck, manuscript name]

1962b *Saccocoma feifeli* Sieverts-Doreck (in coll.). – Verniory, p. 394.
1965 *Saccocoma feifeli* Sieverts-Doreck (in coll.), 1961. – Turner, p. 393.
1979 *Saccocoma feifeli* Sieverts-Dorek (*nomen manuscriptum*). – Nicosia & Parisi, pp. 321, 324

Holotype: Cup, Pl. 1, Fig. 1 and Pl. 8, Fig. 2 (slide 83, SMNS 64710, designated by HESS); diameter 1.1 mm, height 0.3 mm.

Paratypes: Cup, Pl. 8, Fig. 3 (slide 101, Hardtberg, SMNS 64811); partial cup, Pl. 8, Fig. 4 (slide 91, Beuren-Erkenbrechtsweiler, SMNS 64812); radial with attached basals, Pl. 8, Fig. 6 (slide 105, Hardtberg, SMNS 64814); radial, Pl. 8, Fig. 7 (slide 99, Hardtberg, SMNS 64815); all Lacunosamergel Fm., Lower Kimmeridgian.

Derivation of name: In honour of K. FEIFEL (1873–1959) who was the first to isolate saccocomids from washed material from the Swabian Upper Jurassic.

Type locality and horizon: Steige Beuren-Erkenbrechtsweiler, Lacunosamergel Fm., Lower Kimmeridgian.

Stratigraphic and geographic distribution: Platynota Zone (Lower Kimmeridgian) to Acanthicum Zone (Upper Kimmeridgian) of the middle Schwabenalb.

Material: see Appendix. It contains numerous cups and radials, one isolated basal circlet and a few isolated primibrachials (IBr1 and IBr2) whose assignment is provisional.

Diagnosis. – Cup very small, low, aboral pole with small basals and centrale mostly fused into cone or knob protruding from the aboral surface, interradial processes rounded, lappet-like; radials with truncated lobes bearing the articular facets, outer surface reticulate to pustulate, less so near interradial sutures; thickness of radials quite variable; articular facets comparatively small, aboral ligament pit of radial facets large, almost vertical and visible in side view of the cup, area of axial canal and very small interarticular ligament pits forming part of the upper edge of the cup, the somewhat larger muscle fossae almost horizontal and visible only in oral view, thus forming an angle with the aboral ligament fossa; primibrachials provisionally assigned to this species very narrow and long, reticulate, articular facets small, ambulacral furrow conspicuous.

Description. – The cup is very small and low, at the aboral pole are small basals that are mostly fused with the centrale into a knob protruding from the aboral surface (Pl. 8, Figs. 1, 3). A partly broken cup shows that the knob is a fusion product of the five basals with the centrale (Pl. 8, Fig. 4). Such a "basal cone" has also been found isolated (Pl. 8, Fig. 9). A few radials have their basals still attached (Pl. 8, Fig. 6). The interradial processes of the radials are rounded, lappet-like (Pl. 8, Fig. 3). Seen from below (aborally, Pl. 8, Fig. 1) or above (orally, Pl. 8, Fig. 2) the cup shows the characteristic truncated lobes of the radials with their articular facets. These are comparatively small, the aboral ligament fossa is large, almost vertical and exposed when the cup is viewed from the side (Pl. 8, Fig. 3). The area of the axial canal with shallow, small interarticular ligament fossae is part of the upper rim of the cup (Pl. 8, Fig. 5), the somewhat larger muscle fields are almost horizontal and visible only from above (Pl. 1, Fig. 1); they thus form an angle with the aboral ligament fossa. The outer surface of the cup is reticulate to pustulate, less so near interradial sutures (Pl. 8, Fig. 1). Isolated radials are nearly triangular in exterior view, with the aboral ligament fossa and its pit showing up (Pl. 8, Fig. 7). This pit is separated by a thin ridge from the somewhat larger axial canal (Pl. 8, Fig. 8); the separating ridge may be broken so that pit and axial canal form one opening (Pl. 8, Fig. 5). Primibrachials provisionally assigned to this species are very narrow and long, their surface is reticulate. The articular facets are small and the ambulacral furrow is conspicuous (Pl. 8, Figs. 10–11). Similarly elongate primibrachials have been described for other roveacrinids. They include first primibrachials of *Saccocoma* sp. and *S.* cf. *subornata*, respectively, from Upper Jurassic sediments drilled off the coast of Florida (HESS 1972, figs. 9 and 21), but also first and second primibrachials of the Triassic *Osteocrinus* (KRISTAN-TOLLMANN 1970, figs. 5, 11; 1977, figs. 7–8) and brachials of

Cretaceous roveacrinids (PECK 1943, pl. 76, figs. 30–36). The Triassic forms also have cups prolonged aborally into a spine; the reason for the occurrence of such elongate primibrachials in saccocomids is unclear.

Note. – Thickness of the radials and their ornamentation are quite variable.

Relationships. – *C. feifeli* differs from the other species of *Crassicoma* by the small size and the very characteristic shape of the cup, with an aboral knob of fused basals and centrale protruding from the flat base. The interradial processes are not dagger-like as in *C. schattenbergi* and *C. subornata*, the aboral ligament fossa of the radial articular facet is directed outward at nearly a right angle to the muscle fields on the rim of the cup.

Crassicoma mayri SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp.

[*Saccocoma mayri* SIEVERTS-DORECK, manuscript name]

Holotype: Cup, Pl. 9, Fig. 1 (slide 213, SMNS 64819, designated by HESS); diameter 2.4 mm, height 0.9 mm.

Derivation of name: Dedicated to F. X. MAYR (deceased 1974), former Professor at the University of Eichstätt.

Type locality and horizon: Würgau, Oxfordian ("Malm α2", Bimammatum Zone).

Stratigraphic and geographic distribution: "Malm α2" (Bimammatum Zone), Würgau. According to SIEVERTS-DORECK's notes it also occurs in "Malm β" (Planula Zone) of Stammberg near Peulendorf (mainly isolated radials), and "Malm γ3" (Divisum Zone) of the same location.

Material: Only the single cup (slide 213) from Würgau has been found in the material preserved at the Stuttgart Museum. It has been labelled by SIEVERTS-DORECK as "cf. *mayri*", but there is no doubt that it belongs to the same species as the cups available as photographs only and assigned by SIEVERTS-DORECK to *mayri*. SIEVERTS-DORECK considered Stammberg as the type locality (the holotype from the Divisum Zone). A number of relatively narrow radials from Neidlingen-Eckhof (slide 148) with a reticulate to pitted surface may provisonally be assigned to this species (Pl. 9, Fig. 2).

Diagnosis. – Cup low, bowl-shaped, five-lobed in outline, aborally tapered, interradially depressed; aboral pole with a small knob of fused basals and centrale.

Description. – The holotype (Pl. 9, Fig. 1) is a bowl-shaped cup, it is five-lobed in outline and aborally tapered. The radials are convex, the interradial areas therefore depressed. The aboral pole is sunk, with a small knob of probably fused basals and centrale rising from the center. The cup is very low in side view, with the articular facets at the upper edge of the radials; the aboral knob is not visible in side view. The cup may originally have been provided with interradial processes, but these are not preserved on the holotype. The outer surface is finely pitted to rugose. The radial figured on Pl. 9, Fig. 2 possibly belongs to this species. It is convex and has a reticulate surface; the aboral ligament is hardly visible from the outside. There are rather small interradial processes.

Relationships. – According to SIEVERTS-DORECK *C. mayri* occurs mostly together with *C. schattenbergi*, both species appear to be closely related and belong to the same morphotype. *C. mayri* differs from *C. schattenbergi* in the convex aboral pole, thinner radials and a more strongly pentalobate outline of the cup which is also lower. *C. feifeli* is similarly low bowl-shaped in side view, but it has a knob protruding from the aboral surface; the radials have truncated lobes that bear articular facets directed outward and thus visible from the side. The surface of the *C. feifeli* radials is more strongly sculptured than that of *C. mayri*.

Genus *Saccocoma* AGASSIZ, 1836

[*Saccocoma* AGASSIZ, 1836, p. 193]

Type species: *Comatula tenella* GOLDFUSS, 1831, p. 204, pl. 62, fig. 1; subsequent designation by MANNI, NICOSIA & TAGLIACOZZO, 1997, p. 130; HESS, 1999, p. 218 (= *Comatula pectinata* GOLDFUSS, 1831, p. 205; *Comatula filiformis* GOLDFUSS, 1831, p. 205; *Lombardia* BRÖNNIMANN, 1955, p. 43).

Diagnosis. – Cup a hemisphere or open bowl with deep radial cavity, very thin-walled, surface covered by network of anastomosing ribs that reinforce area beneath the articular facets where antler-like processes may be present; basal knob of fused basals and centrale mostly indistinct; articular facet to the first primibrachial small; first primibrachials short, without wing-like processes; second primibrachial (first axillary) and some of the secundibrachials with dish-like lateral wings, the more distal brachials may have paired vertical oral processes.

Remarks. – According to RASMUSSEN (1978, p. T924) *Comatula pectinata filiformis* GOLDFUSS 1831 is the type species of *Saccocoma*, as designated by JAEKEL (1918, p. 92) who thought that this form was devoid of Schwimmplatten (dish-like lateral wings on the proximal brachials). JAEKEL (ibid.) proposed the name *Saccoma* for *Saccocoma tenella* (with Schwimmplatten). Because the Solnhofen saccocomids clearly belong to a single species with Schwimmplatten on the proximal brachials and paired vertical oral processes on the more distal brachials (Textfigs. 12, 13) *tenella* and *pectinata* are conspecific and *Saccoma* is a junior synonym of the valid genus *Saccocoma*. Interestingly, JAEKEL's famous reconstruction of *Saccocoma tenella* (1892, pl. 30) has both the Schwimmplatten and the oral processes like those shown in his pl. 29 of "*Saccocoma pectinata*".

Saccocoma tenella (GOLDFUSS, 1831)

Textfigs. 12, 13

Lectotype: Textfig. 13, an individual on the original slab of GOLDFUSS (1831, p. 204, Pl. 62, fig. 1), No. 423, Institut für Paläontologie, University of Bonn. Designated herein.

Type locality and horizon: Solnhofen, Lower Tithonian.

Remarks. – I have chosen to designate a lectotype for this important species, using a specimen of *Comatula tenella* (GOLDFUSS 1831, pl. 62, fig. 1) now preserved in the collections of Bonn University. The original 15 x 15 cm and 4 mm thick slab contains 5 reasonably well-preserved subadult specimens (cup diameter about 3 mm) and two coprolites composed of saccocomid remains; all individuals are similar with regard to cup and brachials. I have not been able to assign with certainty one of the individuals to GOLDFUSS' fig. 1A or 1D; his reconstructions of a whole animal in natural size (fig. 1B) and a part enlarged (fig. 1C) are incorrect, with the enlarged picture showing two arms with dish-like brachials throughout. I have therefore chosen the best preserved individual on the original slab for designation as the lectotype (Textfig. 13). This individual shows the essential parts, cup, proximal brachials with Schwimmplatten and more distal brachials with paired oral processes. The specimens figured by GOLDFUSS in pl. 62, fig. 2 (referred to *C. pectinata* and found near Eichstätt) have been lost (M. SANDER, pers. comm. 2002). An adult specimen from the Eichstätt area is shown in Textfig. 12. It has all the characteristics of the lectotype and of the fine specimen figured by HESS (1999, fig. 219), now preserved in the Basel Natural History Museum (collection number M 9999); this specimen was found in the Upper Solnhofen Formation of the Langenaltheim Haardt quarry (see MEYER & SCHMIDT-KAHLER 1994, fig. 59, p. 76), a quarry in the area of the lectotype.

Saccocoma cf. *tenella* (GOLDFUSS, 1831)

[= *Saccocoma* n. sp., cf. *tenella* – SIEVERTS-DORECK (manuscript)]

Stratigraphic and geographic distribution: Ossicles of this species were collected by Feifel in a quarry at the upper end of the Steige from Tailfingen (Kreis Balingen) to

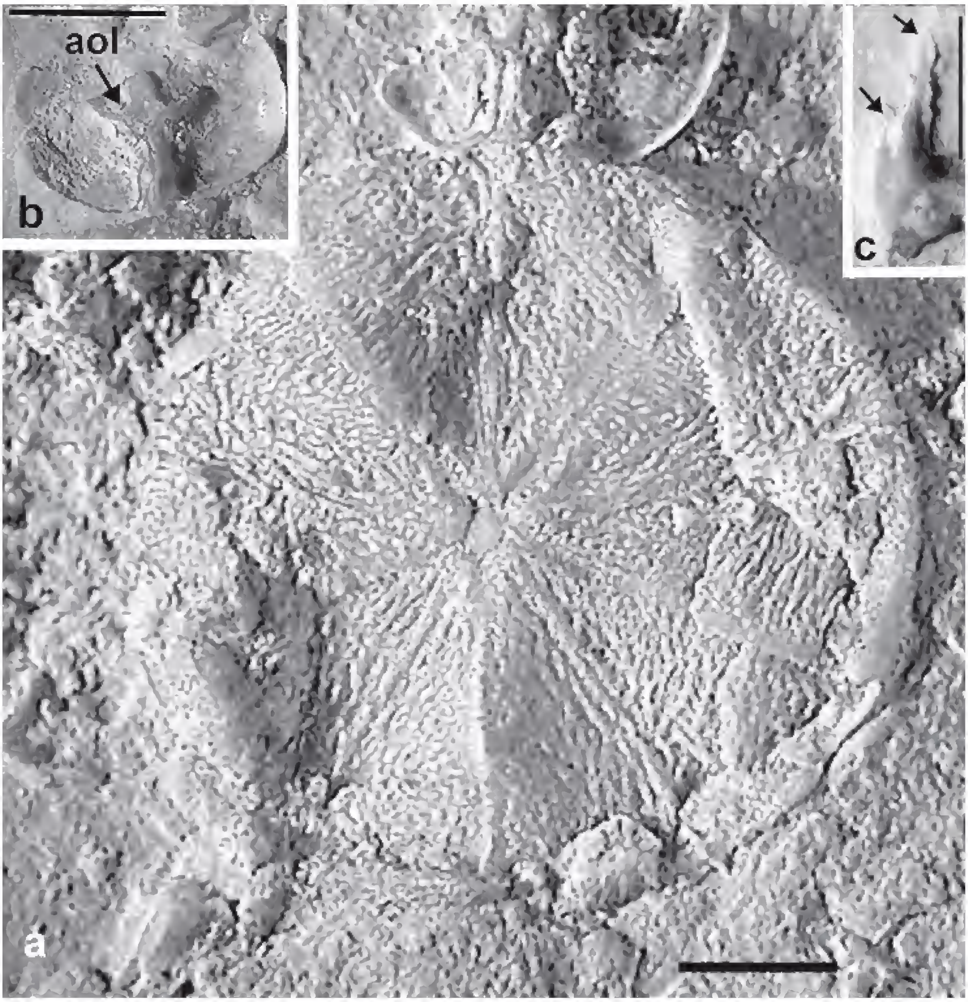


Fig. 12. *Saccocoma tenella* (GOLDFUSS) on the lower side of a slab from the Upper Solnhofen Formation (Lower Tithonian), Wintershof near Eichstätt. (a) Aboral view of completely crushed cup with well-preserved structure and small centrale, note IBr2 with lateral wings (Schwimmplatten); (b) aboral (exterior/distal) view of axillary IBr2 of another individual with intact, porcelain-like lateral wings and visible aboral ligament fossae (aol); (c) proximal view (articular facet) of secundibrachial (individual a) with paired oral processes (arrows); all specimens on this slab have secundibrachials with paired vertical processes and Schwimmplatten. Natural History Museum Basel M 10000 (a and c), M 10001 (b) (Photographs HESS). – Scale bars = 1 mm.

Neuweiler, an outcrop of Untere Felsenkalke; the locality is thus of Upper Kimmeridgian age ("Malm δ", Eudoxus Zone). As mentioned in Section 3 this species has also been reported from the Lower Tithonian of Sirchingen.

Material: see Appendix. The material mostly consists of radials and brachials with lateral processes or wings (Schwimmplatten). The radials are all more or less broken, in only one instance is the radial articular facet preserved.

Description. – The radials are very thin and therefore more or less broken. They are rather flat, indicating a conical and rather high cup (1 to 2 mm), with a more

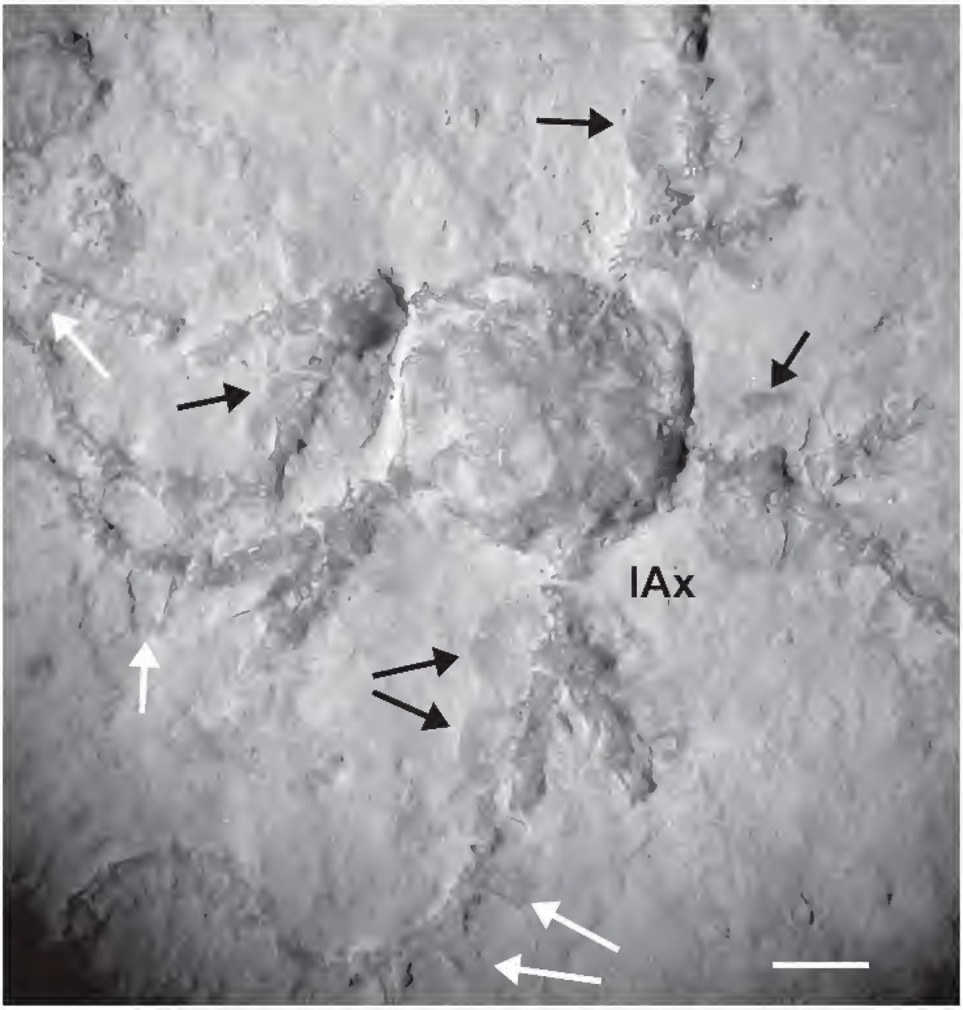


Fig. 13. *Saccocoma tenella* (GOLDFUSS), lectotype chosen from one of the individuals on the original slab of GOLDFUSS (1831: 204, pl. 62, fig. 1); aboral view with cup and proximal arms; IAx = second primibrachial (primaxillary); black arrows indicate lateral wings (Schwimmplatten), white arrows indicate oral processes (GOLDFUSS' "*Comatula pectinata*"). Solnhofen, Lower Tithonian; Institut für Paläontologie der Universität Bonn, no. 423 (Photograph HESS). – Scale bar = 1 mm.

or less sculptured surface. A number of plates show a central rib (Pl. 9, Fig. 11) or a pair of ribs (Pl. 9, Fig. 10), but these may lack in others (Pl. 9, Fig. 8). The outer surface is distinctly sculptured in a somewhat variable pattern (Pl. 9, Figs. 8, 10a, 11a). The inner surface is quite smooth, with two parallel ribs in a number of ossicles (Pl. 9, Figs. 10b, 11b); the ribs may hide the nerve canals leading to the basal piece. The lateral edges of the radials are distinctly serrate. The articular facet is comparatively small, with the aboral ligament pit visible from the surface (Pl. 9, Fig. 9). The axillary brachials (presumably second primibrachials, IBr2) have a strongly sloping cryptosynarthrial facet that is visible from the inside (orally) (Pl. 9, Fig. 12b) and two muscular distal facets whose aboral ligament pit is visible from the outside (aborally) (Pl. 9, Fig. 12a). The outer surface of the IBr2 is reticulate and the sides are drawn out into rounded wings (Schwimmplatten) that are mostly broken. Non-axillary brachials either have a cryptosynarthrial or a synostosial facet at one end and a muscular facet at the other end, or they bear two muscular facets; a number have lateral wings with a dense inner and a transparent outer part (Pl. 9, Fig. 13). Other brachials are elongate, stick-like; in some the proximal parts of broken-off oral processes (similar to those of *S. tenella*) are still visible.

Relationships. – The Swabian form is closely related to *Saccocoma tenella* of the Plattenkalk facies of Bavaria. The main difference is in the less well developed central rib on most of the radials from Swabia. A form similar to the present one has been reported by VERNIORY (1960) from the Kimmeridgian of Haute-Savoie (France). (It should be noted that in VERNIORY's terminology the Solnhofen limestone is also of Kimmeridgian age, see VERNIORY 1962a: 390.) The radials found at the French location have a surface varying from almost smooth to coarsely reticulate. This variability also occurs in the Swabian material. The brachials are quite comparable to those described by VERNIORY and to those of *S. tenella* from Bavaria. VERNIORY was not sure whether the French material represents more than one species, but he also mentioned that the main morphotypes were connected by intermediates. Both VERNIORY's material and the present one may represent a species different from *tenella* but I refrain from establishing a species solely on the basis of somewhat differently sculptured radials.

Saccocoma quenstedti SIEVERTS-DORECK & HESS n. sp.

[*Saccocoma quenstedti* SIEVERTS-DORECK (manuscript name)]

1961 *Saccocoma quenstedti* DORECK (*in coll.*). – VERNIORY, p. 315, figs. 1–11.
1962a *Saccocoma quenstedti* SIEVERTS-DORECK (*in coll.*). – VERNIORY, p. 390.
1965 *Saccocoma quenstedti* SIEVERTS-DORECK in VERNIORY, 1961. – TURNER, p. 393.
1972 *Saccocoma* cf. *quenstedti* SIEVERTS-DORECK (manuscript name). – HESS, p. 633, figs. 1–4, 28–36, 38, 40–41, 54–55, 57, 61.
1979 *Saccocoma quenstedti* SIEVERTS-DOREK (*nomen manuscriptum*). – NICOSIA & PARISI, pp. 321, 324.

Holotype: Cup, Pl. 10, Fig. 1 (slide 151, SMNS 64832, designated by HESS); diameter 2.5 mm, height 1.8 mm.

Paratypes: Radials Pl. 10, Fig. 2 (slide 153, SMNS 64833), Pl. 10, Fig. 3 (slide 154, SMNS 64834).

Derivation of name: Dedicated to F. A. QUENSTEDT, the famous German palaeontologist.

Type locality and horizon: Upper Kimmeridgian (Acanthicum Zone), Bossler near Gruibingen.

Stratigraphic and geographic distribution: Lower Kimmeridgian (Platynota Zone) to Upper Kimmeridgian (Acanthicum Zone), Swabia (several localities), Lower Kimmeridgian, Franconia (Stammberg).

Material: See Appendix. It consists of a few complete cups (whose antler-like processses are broken off), some complete radials and a large number of broken radials, mostly the reinforced part around the articular facet with the processes emanating from there. A large number of brachials is also available.

Diagnosis. – Cup pentagonal in outline, aborally convex with small basal knob; radials with paired antler-like lateral processes of variable shape that extend outward from the aboral part of the articular facet; radials strongly sculptured around the thickened base of the lateral process beneath the radial facet, but finely reticulate to smooth in the interradial areas, no median rib; muscle fields on inner edge of radials; wings of brachials commonly perforated.

Description. – The hemispheric cup is pentagonal in outline, with the radial parts around the facets forming the angles (Pl. 10, Fig. 7); it is aborally convex with a small, non-protruding basal knob (Pl. 10, Fig. 1). Starting from the thickened base beneath the small radial facet with its lateral processes the surface of the radial is strongly sculptured with anastomosing ribs (Pl. 10, Fig. 2) that disappear near the interradial sutures, leaving 5 bands of smooth area around the sutures (Pl. 10, Fig. 1). There is no pronounced median ridge. Paired antler-like lateral processes of variable shape extend outward from the aboral part of the radial articular facet. These processes are very irregular (Pl. 10, Figs. 2–6); some have rounded tips, others are pointed or even bifurcate. The material contains a large number of broken radials such as those figured, with only the area around the facet preserved (Pl. 9, Fig. 7). The muscle fields are at the inner edge of the radials (Pl. 9, Fig. 7b). First primibrachials have not been identified with certainty. Axillary second primibrachials (IBr2, IAx) are easily recognized, however (Pl. 9, Figs. 4, 5). The proximal facet of these ossicles is a sloping cryptosynarthry (Pl. 9, Fig. 5). The distal facet is muscular, with the aboral ligament fossae visible from the outside (Pl. 9, Fig. 4). The surface of the ossicles is coarsely reticulate, with the lateral wings commonly perforated (Pl. 9, Figs. 4, 5). The perforations may, however, be artifacts due to preservation, as indicated by brachials with well-preserved, dense lateral wings (Schwimmplatten, see Pl. 9, Fig. 6). Proximal and distal secundibrachials and distal brachials occur in wide variety of shapes (Pl. 10, Figs. 9–16). Some of the, presumably proximal, brachials have one synostosial facet (Pl. 10, Fig. 8), others of similar width have muscular facets at both ends (Pl. 10, Fig. 9). Especially puzzling are distal brachials with a bent muscular facet at one end and a sloped cryptosynarthrial one at the other; as discussed above (Textfig. 11, p. 10) and also shown in Pl. 10, Figs. 10–16 the facets of these ossicles do not match if one assumes that the mostly perforated skeletal processes occur on only one side of the ossicles (the side opposite the ambulacral furrow). All these brachials share a light, reticulate skeleton.

Relationships. – *S. quenstedti* is closely related to *S. vernioryi* MANNI & NICOSIA (1984) with which it shares branched antler-like spines on the radials. This Tithonian species from central Italy has two pairs of spines, one directed upward, the other downward. The proximal secundibrachials of *S. vernioryi* have lateral wings with a different shape and no distal secundibrachial comparable to those figured in Pl. 10, Figs. 10–16 were described by the authors.

Saccocoma longipinna HESS n. sp.

[= *Saccocoma* n. sp., VERNIORY 1962b, p. 391]

1962b *Saccocoma* n. sp. – VERNIORY, p. 391, figs. 1–8
1979 *Saccocoma* sp. – NICOSIA & PARISI, p. 323, fig. 2

Holotype: The secundibrachial, Pl. 11, Fig. 6 (VERNIORY 1962b, fig. 6); length 2.2 mm. Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (repository number in DECROUEZ & PROZ, in preparation).

Paratypes: Radials, Pl. 11, Figs. 1–2 (VERNIORY 1962b, figs. 1–2); secundibrachial, Pl. 11, Fig. 4 (VERNIORY 1962b, fig. 4). Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (repository numbers in DECROUEZ & PROZ, in preparation).

Derivation of name: Referring to the elongate wings on the proximal brachials.

Type locality and horizon: Montbrand (Pays du Buëch, Hautes-Alpes, France), marls at the Kimmeridgian-Tithonian boundary (F. Atrops, pers. comm., 2002). According to the notes left by Verniory the material is from part J 6 of the profile (Leflaive, 1955–56) along the road from La Faurie to Montbrand, about 1800 m from Montbrand. This part of the section, labelled "Kimmeridgien", is a 15 m thick succession of vertical limestone beds with chert nodules, followed by 1.5 m of vertical marls that contained the saccocomids.

Material: Verniory (1962b) figured 4 incomplete radials (three of them with articular facet) and 5 brachials; in the text he mentioned 17 well-preserved brachials. An inventory will be published shortly (Decrouet & Proz, in preparation).

Diagnosis. – Radials thin, lateral edges only weakly serrate or straight, inner surface smooth; outer surface smooth near the interradial edges but with spongiform or reticulate sculpture at the thickened base of the articular facet; secundibrachials with a prolonged lateral wing on one side, reaching a length of more than 5 times the length of the body, and a much shorter wing with the outline of a half circle on the other side.

Remarks. – When this paper went into print the specimens described by Verniory (1962b) and belonging to his private collection were thought to have been lost after his unexpected death in 1962. Fortunately, the material was found just in time for the final proof. Verniory's plate is here reproduced (Pl. 11) as a tribute to his skills in observation and drawing.

Description (translated in part from Verniory's paper). – The (mostly broken) radials are about 2.6 mm high and about 2 mm wide and roughly triangular with a pronounced, thickened and sculptured central part forming the base of the articular facet; the width of the facet is about a third of that of the ossicle. The articular facet shows a distinct aboral ligament pit and two shallow, somewhat smaller interarticular ligament fossae (Pl. 11, Fig. 2). The muscle fields are situated on the inner side and form an open V with an angle of 80 to 110° (Pl. 11, Fig. 3). Proximal winged secundibrachials have a short body with a very elongate wing on one side and a much shorter wing on the other side. Their exact position is unkown, but part of them may be second secundibrachials (IIBr2) because such brachials have sloping proximal cryptosynarthries and distal muscular facets. According to Verniory the winged secundibrachials all appear to have a proximal cryptosynarthrial facet and a distal muscular facet so that (unwinged) intermediate ossicles with proximal muscular facets and distal cryptosynarthries must have been interposed between the winged ossicles (as in *S. tenella*, cf. Pl. 11, Fig. 9), but such brachials were not found. The slightly asymmetric body has a spongiform outer surface; the inner side shows a strongly sloping cryptosynarthry proximally and muscle fields extending from the corresponding distal facet toward the upper edge of the cryptosynarthrial facet (Pl. 11, Fig. 6). The wings ("expansions natatoires") are very asymmetric; one has an enormous length, reaching 6.35 times the length of the body; the other is a semicircle emanating from the body. The two wings are not on the same plane but form an angle of 170°-150°. Verniory found nearly the same number of ossicles with the large wing to the "right" and to the "left" ("left": 8 ossicles, "right": 9 ossicles). It appears probable that the "right" and "left" brachials alternated on the arm, preventing cumbersome imbrication during movement of the arm (Pl. 11, Fig. 11).

Relationships (in part translated from Verniory's paper). – The radials lack the pronounced median rib of *S. tenella* and the spines emanating from the base of the articular facets of *S. quenstedti* and *S. vernioryi*. Winged brachials in *S. tenella* and *S. vernioryi* are more or less symmetric and not strongly asymmetric as in *Sac-*

cocoma longipinna. Brachials of *S. quenstedti* have a certain asymmetry (see VERNIORY 1961, fig. 8–10) but the larger wing is not elongate.

8. Similar saccocomids from other localities

Saccocoma quenstedti was described by VERNIORY (1961) from the Kimmeridgian of Provence (southern France). The broken radials and the axillary IBr2 are very similar to the corresponding ossicles from the present material and also no IBr1 have been found. However, some secundibrachials in the French material have different lateral wings of quite different size. *Saccocoma vernioryi*, a form similar to *quenstedti*, was described by MANNI & NICOSIA (1984) from the Upper Jurassic (Lower to Middle Tithonian) of central Italy. These authors attributed the broken radials, described by PISERA & DZIK (1979) from the Tithonian of Rogoznik (Poland) under the name of *Saccocoma* cf. *quenstedti* to the same species. GLUCHOWSKI (1987) described radials and brachials of *Saccocoma tenella* from the Dursztyn Limestone Formation (Lower-Middle Tithonian to Lower Berriasian) of the Pieniny Klippen Belt (Poland); interestingly, he also described, from the same strata, radials with branched spines at the base of the arm facets assigned to *Saccocoma* cf. *quenstedti*. According to MANNI & NICOSIA (1984) the Tithonian *S. vernioryi* differs from the essentially Kimmeridgian *S. quenstedti* by two pairs of spines on the radial below the articular facet.

On the ocean floor east of the Florida coast the "Glomar Challenger" drilled in 1970 in a depth of 5300 m and a sediment depth of 260 m Upper Jurassic sediments. These contained elements of saccocomids very similar to those described in the present paper (HESS 1972). The following species were recognized by the author after contacting H. Sieverts-Doreck: *quenstedti*, *schattenbergi* and *subornata*. Ossicles of *S. tenella* were not found.

9. Taphonomy and mode of life

Saccocomids occur in southern Germany from the Oxfordian to the Tithonian (Textfig. 14). The latest species, *Saccocoma tenella*, is also the best known and should therefore serve as the starting point for the following discussion. Functional morphology and taphonomy indicate that it was a pelagic form, feeding while actively moving through the water column (HESS 1999). Life on the bottom as advocated by MILSOM (1994) and MANNI et al. (1997) is not supported by the facts (KEUPP & MATYSZKIEWICZ 1997; HESS 2000). The Early Tithonian Plattenkalk facies is characterized by extremely fine-grained, even-layered lime mudstones. The very fine sediment, probably brought in by periodic storms, could have blocked the food grooves, impairing the crinoids' feeding abilities and preventing further movement. In this scenario, the immobilized animals sank to the bottom in a cloud of settling sediment; by virtue of their higher density and their center of gravity near the cup the crinoids would have reached the bottom in life position before the bulk of the sediment. The very common curled-up specimens with their orally enrolled arms must have resulted from muscular contractions of the brachials, presumably to protect the food grooves against invasion of mud. Occasionally, the animals may have been further traumatized after reaching the bottom, thereby casting off their arms; this preserva-

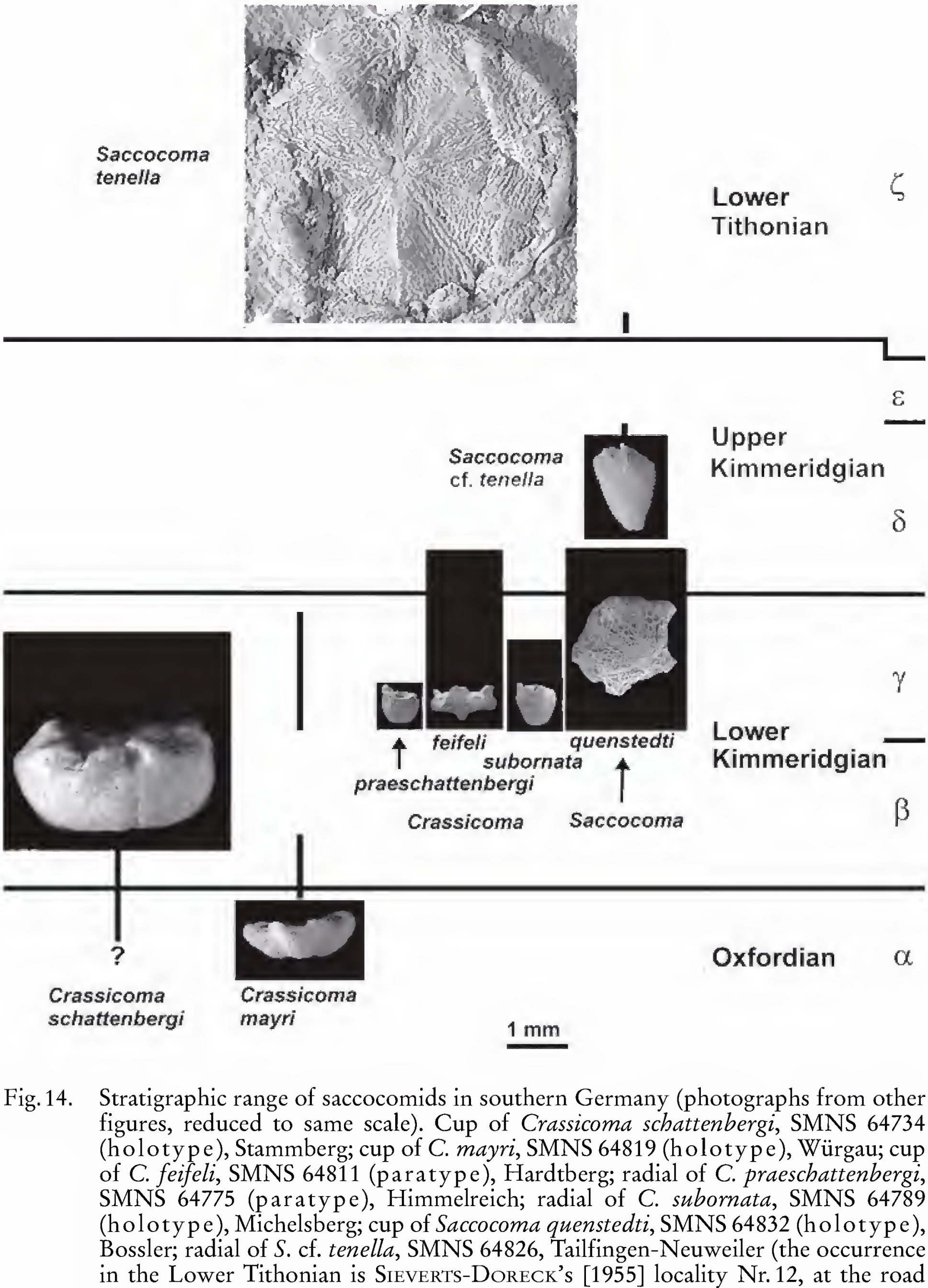


Fig. 14. Stratigraphic range of saccocomids in southern Germany (photographs from other figures, reduced to same scale). Cup of *Crassicoma schattenbergi*, SMNS 64734 (holotype), Stammberg; cup of *C. mayri*, SMNS 64819 (holotype), Würgau; cup of *C. feifeli*, SMNS 64811 (paratype), Hardtberg; radial of *C. praeschattenbergi*, SMNS 64775 (paratype), Himmelreich; radial of *C. subornata*, SMNS 64789 (holotype), Michelsberg; cup of *Saccocoma quenstedti*, SMNS 64832 (holotype), Bossler; radial of *S.* cf. *tenella*, SMNS 64826, Tailfingen-Neuweiler (the occurrence in the Lower Tithonian is SIEVERTS-DORECK's [1955] locality Nr. 12, at the road from Urach to Sirchingen, see Section 3); crushed cup of *S. tenella* (for comparison), Wintershof near Eichstätt, Natural History Museum Basel M 10000. The figure indicates the occurrence of ossicles that were contained in the slides examined by the author; some species may have had a broader range (see Appendix).

tional state is known as "*Saccocoma schwertschlageri*" (MANNI & NICOSIA 1986). The uncommon specimens with outstretched arms (HESS 1999, fig. 219) may have perished from natural causes. The pelagic lifestyle of *Saccocoma tenella* and their position in the food chain is also proven by the common occurrence of coprolites that are composed of crinoidal remains (MÜLLER 1969); *Saccocoma* appears to have been preyed upon by teuthoid cephalopods (JANICKE 1970), and by ammonites (SCHWEIGERT & DIETL 1999; DIETL & SCHWEIGERT 2001). The coiled nature of coprolite *Lumbricaria intestinum* MÜNSTER leaves little doubt that these coprolites descended directly to the sea floor from an animal living and feeding in the water above (HESS 2000). The coprolites were contemporaneous with the crinoids, because both are preserved on beds interpreted to be lithified early by a bacterial film. A pelagic lifestyle may also be assumed for the other *Saccocoma* species (*S. quenstedti*, *S. vernioryi* and *S. longipinna*) with their essentially similar morphology of light skeleton and floating aids.

The compact nature with low, thick-walled cups and broad arms as well as the absence of any floating aids suggest that the *Crassicoma* forms, especially the early *C. schattenbergi and C. mayri*, were essentially benthic. However, the presence of articulations with strongly developed muscle fields as well as loss of the stem indicates that these forms may at times have been active swimmers, thus increasing the crinoids' feeding capacity.

Isolated ossicles of saccocomids are of course allochthonous so that different lifestyles may have been possible at the same time. Similar to *Saccomoma tenella* the arms of *Crassicoma schattenbergi* and related species formed an angle of approximately 45° at the axillary second primibrachial (Textfig. 8). It appears that, in contrast to *S. tenella* (HESS 1999, fig. 220), the secundibrachials were again in a more vertical position during life (Pl. 2). This suggests that the *Crassicoma* species were neither fully pelagic nor fully benthic. Instead, perhaps, they could rise from the bottom to catch food or to move to other places, such movements being supported by the well-developed muscles. The absence of the floating aids that occur in *Saccocoma*, such as processes on the radials, wings on the proximal brachials and vertical processes or baffles on the more distal brachials also indicates a life that was not permanently spent floating. It has been proposed by MILSOM (1998) that during feeding roveacrinids sank passively. This may be true for *Crassicoma* rather than for the purely pelagic *Saccocoma*. Saccocomids share with the other members of the order Roveacrinida the sloping cryptosynarthries between the two primibrachials and the first and second secundibrachials. Such sloping cryptosynarthries appear to be characteristic of small or very lightly built, partly or fully pelagic crinoids and must have served a function for such a mode of life. Non-sloping synostoses only occur between more distal secundibrachials (the first at IIBr3-IIBr4) where the arms of roveacrinids could break due to stress. The comparatively large surface of the sloping "blocked" cryptosynarthries may have stabilized the lowermost part of the arms of these small or fragile animals, thus protecting the area of the cup with its exposed soft parts. As described above the side wings on the first primibrachials of *Crassicoma schattenbergi* may have formed a protective wall around the body cavity. Such protection would have been more important for a partly benthic form with a low, shallow cup than for a truly pelagic form like *S. tenella* with a rather high cup and short, rod-like first primibrachials.

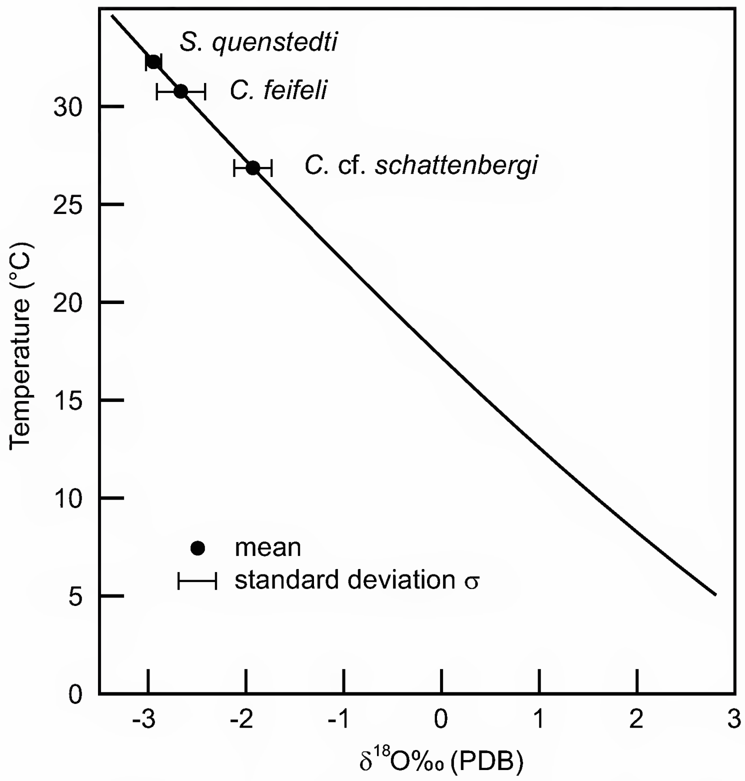


Fig. 15. Ratio of $^{18}O/^{16}O$ in biogenic calcite as a function of temperature during formation (from Etter 1994, Fig. 4.23; paleotemperatures according to Dodd & Stanton 1990), with values of saccocomid ossicles from the Lower Kimmeridgian of Michelsberg.

T. Baumiller (pers. comm., 2002) suggested to use isotopic signatures in a number of ossicles of presumed benthic and pelagic species. The $\delta^{18}O$ of skeletal calcite is commonly correlated with temperatures and salinity of the water in which the organism grows. The equilibrium $\delta^{18}O$ of calcite that crystallizes in water of a particular isotopic composition varies inversely with temperature according to a known equation (Etter 1994). Assuming that the subtropical ocean at Lower Kimmeridgian times was well stratified the $^{18}O/^{16}O$ ratio is an indication of water depth (Textfig. 15). To obtain meaningful values the conditions under which the elements were formed should exclude significant seasonal fluctuations in temperature; conversely, the organisms in question should have had a short life span. Under such reasonable assumptions one can distinguish the relatively deep-dwelling species, which will have formed their skeleton in colder water (and thus have a more positive $\delta^{18}O$), from the shallower forms in the same sediment sample.

The isotope values of ossicles of three species from the Lower Kimmeridgian (Platynota Zone) of Michelsberg were determined by Z. Bender at the Institut für Petrochemie und Geochemie, University of Karlsruhe (Results from the second run may be more reliable because of a somewhat larger sample size, K. Foellmi, pers. comm. 2002), see also Textfig. 15.

Species, ossicles	Slide	$\delta^{18}O$	$\delta^{13}C$
Crassicoma cf. *schattenbergi*, 6 broken radials	60	-1.68/-2.21	2.25/2.58
Crassicoma feifeli, 11 radials	112	-2.34/-3.05	2.09/1.20
Saccocoma quenstedti, 10 brachials	188	-2.82/-3.05	2.20/2.06

With the exception of the second run of slide 112 the $\delta^{13}C$ values of the three samples vary little and agree well with those of Jurassic pelagic limestones. The range of the $\delta^{18}O$ values indicate pelagic rather than benthic forms (K. FOELLMI, pers. comm. 2002); the differences may suggest that the animals spent most of their lives at somewhat different depths. Not unexpectedly, the pelagic *S. quenstedti* has the most negative value, corresponding to a (surface) temperature of more than 30°C. *Crassicoma* cf. *schattenbergi*, with the most positive value corresponding to a temperature of 27°C, may have spent most of its life closer to the bottom. In contrast, *C. feifeli* would have lived near the surface. This makes sense if the slender brachials of Pl. 8, Figs. 10 and 11 really belonged to this minute saccocomid. The degree of diagenetic overprinting by the transformation of the porous skeleton into solid calcite is difficult to assess at this time. It is evident that more data are needed, including information on lithology and facies, to bolster the results from this very limited sample.

MILSOM (1998) suggested that roveacrinids exploited two different lifestyles; (1) benthic with the ability to swim, and (2) nektonic. She assumed that the forms with wings and spines on the cup and proximal brachials (i.e. *Saccocoma quenstedti*) had limited arm mobility and were benthic. In contrast, nektonic forms have an enlarged dorsal (radial) cavity and extreme arm mobility but are virtually devoid of ornamentation and show evidence for skeletal lightening. Such a differentiation is not apparent in the present material. Forms of the genus *Crassicoma* with a sunk aboral pole (*schattenbergi*, *mayri* and probably *praeschattenbergi*) have a rather sturdy skeleton, *feifeli* with a comparable skeleton has a protruding aboral pole in form of a knob. All these forms have a shallow radial cavity. Representatives of the genus *Saccocoma* have a deep radial cavity and light skeleton combined with spines on the cup and/or wings on the brachials, characters that don't make sense in a benthic lifestyle. Due to their special arrangement the lateral wings on the proximal part of the arms do not seem to have hindered their mobility (HESS 1999, 2000; see also Pl. 11, Fig. 9). Type of arm articulations are overall comparable between the two genera. Well-developed, scalloped muscle fields on the proximal brachials and broad muscle fields on the sturdy, dumb-bell shaped distal brachials of *Crassicoma schattenbergi* as described in this paper are a prerequisite for forms that were at times active swimmers.

10. Phylogeny

Apart from the mass occurrences of *Saccomoma tenella* in the Early Tithonian Plattenkalk facies saccocomids appear to be most common in the Lower Kimmeridgian (Platynota to Divisum Zones, see Textfig. 14). In these strata all 5 recognized species of *Crassicoma* (*schattenbergi*, *praeschattenbergi*, *subornata*, *mayri*, *feifeli*) occur, but also *Saccocoma quenstedti*. *Crassicoma mayri* is the first to appear, with an occurrence in the Oxfordian (the occurrence of *Crassicoma schattenbergi* in strata of this age was reported by SIEVERTS-DORECK but is not substantiated by the available material). *Saccocoma* cf. *tenella* was found in the Upper Kimmeridgian (but may also have occurred in the Lower Tithonian); *S. vernioryi* is restricted to the Tithonian. *Saccocoma longipinna* is known from the Kimmeridgian-Tithonian boundary. Saccocomids thus started to radiate in the early Late Jurassic with compact forms lacking floating aids such as winged brachials (*Crassicoma mayri* and *C. schattenbergi*). *C. schattenbergi*, one of the two early forms, has a cup with primitive characteristics (distinct basals and a centrale) and such an arrangement can also be inferred for *C. praeschattenbergi* from the profile of the radials. With the exception of *C. schattenbergi* the *Crassicoma* forms are very small, especially in comparison with *Saccocoma tenella*, but also with other *Saccocoma* species (Textfig. 14). Other forms from the Lower Kimmeridgian, such as *C. subornata* and a number of radials of uncertain status (*C.* cf. *schattenbergi*) are comparatively slender so that there is no clear-cut succession from thick-walled to thin-walled forms. The presence of the pelagic *S. quenstedti* in the same Lower Kimmeridgian sediments that also furnished the thick-walled and presumed benthic *C. schattenbergi* adds to confuse the picture. SIEVERTS-DORECK thought that *C. subornata* was an early, primitive form but was not sure about its position within *Crassicoma*. It may be assumed that the ancestor of the primitive, thick-walled *Crassicoma* species had a stem (if only at the larval stage), but how this was lost and how the peculiar sloping cryptosynarthries of the proximal brachials developed is open. *Axicrinus alexandri* KRISTAN-TOLLMANN (1977), a primitive roveacrinid with well-developed basals from the Upper Triassic of the southern Alps, has characteristics that resemble those of *Crassicoma schattenbergi* and may thus be ancestral to this Upper Jurassic species, but no intermediate forms are known that could bridge the gap. The phylogeny of the different Upper Jurassic saccocomids, including their origin, is thus unsolved; a problem they share with the other roveacrinids.

11. References

AGASSIZ, L. (1836): Prodrome d'une Monographie des Radiaires ou Echinodermes. – Soc. Sci. nat. Neuchâtel, Mém. **1** (1835): 168–199, 5 pls.; Neuchâtel.

BACHMAYER, F. (1958): *Pseudosaccocoma* (Crinoidea) aus dem Korallenriffkalk (Obermalm) von Ernstbrunn (Niederösterreich). – Paläont. Z., **32**: 40–51, pls. 5–7, 1 fig.; Stuttgart.

DECROUEZ, D. & PROZ, P.-A. (in preparation): Les collections du département de géologie et de paléontologie du Muséum d'Histoire de Genève. Les saccocomidés de la collection Verniory. Revue de Paléontologie, Genève, vol. 22/1. – [To appear 2003]

DESTOMBES, P. (1984): Roveacrinidae nouveaux de l'Albien du Bassin de Paris. – Bull. Trim. Soc. Géol. Normandie et Amis du Muséum du Havre, **71**, fasc. 2 & 3, année 1984, 2e et 3e trim.: 9–16, 2 pls.; Le Havre.

DIETL, G. & SCHWEIGERT, G. (2001): Im Reich der Meerengel. Der Nusplinger Plattenkalk und seine Fossilien. 143 pp., 156 figs.; München (Verlag Dr. Friedrich Pfeil).

DODD, J. R. & STANTON, R. J. (1990): Paleoecology, Concepts and Applications. 2nd ed., 502 pp., 230 figs.; New York (Wiley).

ETTER, W. (1994): Palökologie, eine methodische Einführung. 294 pp., 207 figs.; Basel (Birkhäuser).

GLUCHOWSKI, E. (1987): Jurassic and Early Cretaceous Articulate Crinoids from the Pieniny Klippen Belt and the Tatra Mts., Poland. – Studia Geologica Polonica, **94**: 102 pp., 62 pls., 21 figs.; Warszawa.

GOLDFUSS, G. A. (1826–1833): Petrefacta Germaniae, v. 1, Divisio secunda, Radiariorum reliquiae, p. 115–221 [Echinodermata]; Düsseldorf (Arnz).

HAUDE, R. (1992): Nachruf auf Hertha Doreck. – Paläont. Z., **66**: 1–7, 1 fig.; Stuttgart.

HESS, H. (1972): Planktonic Crinoids of Late Jurassic Age from Leg 11, Deep Sea Drilling Project. -Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, **11**: 631–643, 4 pls.; Washington.

– (1999): Upper Jurassic Solnhofen Plattenkalk of Bavaria, Germany. – *In*: HESS, H., AUSICH, W. I., BRETT, C. E. & SIMMS, M. J. (eds.): Fossil Crinoids, pp. 216–224; Cambridge, New York, Melbourne & Madrid (Cambridge University Press).

– (2000): Saccocomen aus dem Malm Süddeutschlands und ihre Lebensweise. – Fossilien, **17**: 347–358, 18 figs.; Korb.

JAEKEL, O. (1892): Ueber Plicatocriniden, *Hyocrinus* und *Saccocoma*. – Z. Deutsch. geol. Ges., **44**: 619–696, pl. 25–30, 13 figs.; Berlin.

– (1918): Phylogenie und System der Pelmatozoen. – Paläont. Z., **3**: 1–128, 114 figs.; Stuttgart.

JANICKE, V. (1970): *Lumbricaria* – ein Cephalopoden-Koprolith. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1970**: 50–60, 7 figs.; Stuttgart.

KÄSTLE, B. 1982. Zur Morphologie und Systematik von *Pseudosaccocoma* (Crinoidea). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1982**: 12–24, 1 table, 6 figs.; Stuttgart.

KEUPP, H. & MATYSZKIEWICZ, J. (1997): Zur Faziesrelevanz von *Saccocoma*-Resten (Schwebcrinoiden) in Oberjura-Kalken des nördlichen Tethys-Schelfs. – Geol. Bl. NO-Bayern, **47**: 53–70, pl. 7, 3 figs.; Erlangen.

KRISTAN-TOLLMANN, E. (1970): Die Osteocrinusfazies, ein Leithorizont von Schwebcrinoiden im Oberladin – Unterkarn der Tethys. – Erdöl und Kohle, Erdgas, Petrochemie, **23**: 781–789, 13 figs.; Hamburg.

– (1977): Zur Gattungsunterscheidung und Rekonstruktion der triadischen Schwebcrinoiden. – Paläont. Z., **51**: 185–198, 8 figs.; Stuttgart.

LEFLAIVE, L. (1955–56): Etude géologique de la feuille Luc en Diois no. 4, moitié sud, au 1/20 000. Faculté des Sciences, Lyon (Prof. Flandrin). – [Travail non publié. E.N.S.P.]

MANNI, R. & NICOSIA, U. (1984): *Saccocoma vernioryi* n. sp., a new saccocomid from the Upper Jurassic of the central Italy. – Geol. Rom., **23**: 91–97, 16 figs.; Roma.

– (1986): *Saccocoma schwertschlageri* WALTHER, 1904 junior synonym of *Saccocoma tenellum* (GOLDFUSS), 1829. Evidence of autotomy in fossil crinoids. – Boll. Soc. Paleont. Ital., **24**: 181–183, 2 figs.; Modena.

MANNI, R., NICOSIA, U. & TAGLIACOZZO, L. (1997): *Saccocoma*, a normal benthonic stemless crinoid: an opportunistic reply within mud-dominated facies. – Palaeopelagos, **7**: 121–132, 5 figs.; Roma.

MEYER, R. K. F. & SCHMIDT-KAHLER, H. (1994): Wanderungen in die Erdgeschichte (I) Treuchtlingen, Solnhofen, Mörnsheim, Dollstein. 96 pp., 83 figs., 1 map; München (Pfeil).

MILSOM, C. V. (1994): *Saccocoma*: A benthic crinoid from the Jurassic Solnhofen Limestone, Germany. – Palaeontology, **37**: 121–129, 4 figs.; London.

– (1998): Rovings of the Roveacrinids. – *In*: CANDIA CARNEVALI, M. D. & BONASERO, F. (eds.): Echinoderm Research, p. 339; Rotterdam (Balkema).

MÜLLER, A. H. (1969): Zum *Lumbricaria*-Problem (Miscellanea), mit einigen Bemerkungen über *Saccocoma* (Crinoidea, Echinodermata). – Mber. Berl. Akad. Wiss., **11**: 750–758, 3 figs.; Berlin.

NICOSIA, U. & PARISI, G. (1979): *Saccocoma tenella* (GOLDFUSS) – Distribuzione stratigrafica e geografica. – Boll. Soc. paleont. Ital., **18**: 320–326, 3 figs.; Modena.

PECK, R. E. (1943): Lower Cretaceous crinoids from Texas. – J. Paleont., **17**: 451–475, pls. 71–76; Washington.

– (1948): A Triassic crinoid from Mexico. – J. Paleont., **22**: 81–84, pl. 20.; Washington.

PISERA, A. & DZIK, J. (1979): Tithonian crinoids from Rogoznik (Pieniny Klippen Belt, Poland) and their evolutionary relationships. – Eclogae geol. Helv., **72**: 805–849, 5 pls., 15 figs.; Basel.

RASMUSSEN, H. W. (1978): Articulata. – *In*: MOORE, R. C. & TEICHERT, C. (eds.): Treatise on Invertebrate Paleontology. T. Echinodermata 2, Vol. 3: T813-T928; Boulder & Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas Press).

SCHWEIGERT, G. & DIETL, G. (1999): Zur Erhaltung und Einbettung von Ammoniten im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **272**, 31 pp., 9 pls., 1 fig.; Stuttgart.

SIEVERTS, H. (1933): Ueber die Crinoidengattung *Drepanocrinus* JAEKEL. – Jb. Preuss. geol. Landesanst., **53**: 599–610, 19 figs.; Berlin.

SIEVERTS-DORECK, H. (1955): Die Verbreitung der Crinoidengattung *Saccocoma* im Schwäbischen Jura. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, **110**: 118–120; Stuttgart.

– (1958): Kleinreste von Echinodermen aus dem fränkischen Jura (Sammlung Schattenberg, Bamberg). Ein vorläufiger Bericht. – Ber. naturforsch. Ges. Bamberg, **36**: 15–21; Bamberg.

TURNER, J. (1965): Upper Jurassic and Lower Cretaceous microfossils from the Hautes Alpes. – Palaeontology, **8**: 391–396, pl. 51–52; London.

VERNIORY, R. (1960): Présence (et variétés) de *Saccocoma tenella* GOLDFUSS à Talloires (Haute-Savoie). – Arch. Sci. Genève, **13**: 250–257, 1 pl.; Genève.

– (1961): Présence de *Saccocoma quenstedti* DORECK (in coll.) dans les gorges de la Méouge (Sisteron – Provence). – Arch. Sci. Genève, **14**: 315–320, 1 pl.; Genève.

– (1962): Quelques considérations sur les Saccocomidés (échantillonage, statistique, stratigraphie). – Arch. Sci. Genève, **15**: 388–390; Genève. – [1962a]

– (1962): Une nouvelle forme de *Saccocoma* (Montbrand, Hautes-Alpes, France). – Arch. Sci. Genève, **15**: 391–397; 1 pl.; Genève. – [1962b]

Author's address:

Dr. H. Hess, Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH-4001 Basel.
E-mail: hans.hess@bluewin.ch

Plate 1

Glossary of terms.

(1) Oral view of cup of *Crassicoma feifeli* SIEVERTS-DORECK & HESS n. g. n. sp., holotype, Lower Kimmeridgian, Beuren-Erkenbrechtsweiler (slide 83, SMNS 64710);
(2) interior view of radial of *Crassicoma praeschattenbergi* SIEVERTS-DORECK & HESS n. g. n. sp., Lower Kimmeridgian, Himmelreich near Bargau (slide 130, SMNS 64711);
(3) interior view of radial of *Crassicoma subornata* SIEVERTS-DORECK & HESS n. g. n. sp., Lower Kimmeridgian, Michelsberg (slide 114, SMNS 64712);
(4) exterior view of radial of *Crassicoma* cf. *schattenbergi*, Lower Kimmeridgian, Michelsberg (slide 60, SMNS 64713);
(5) radial facet of *Crassicoma feifeli*, Lower Kimmeridgian, Hardtberg near Reichenbach (slide 99, SMNS 64714);
(6) interior/proximal view of IBr1 of *Crassicoma schattenbergi* SIEVERTS-DORECK & HESS n.g. n.sp. with scalloped muscle fields, Lower Kimmeridgian, Steige Neidlingen–Eckhof (slide 48. SMNS 64715) (Photographs MATHYS). – Scale bars = 1 mm.

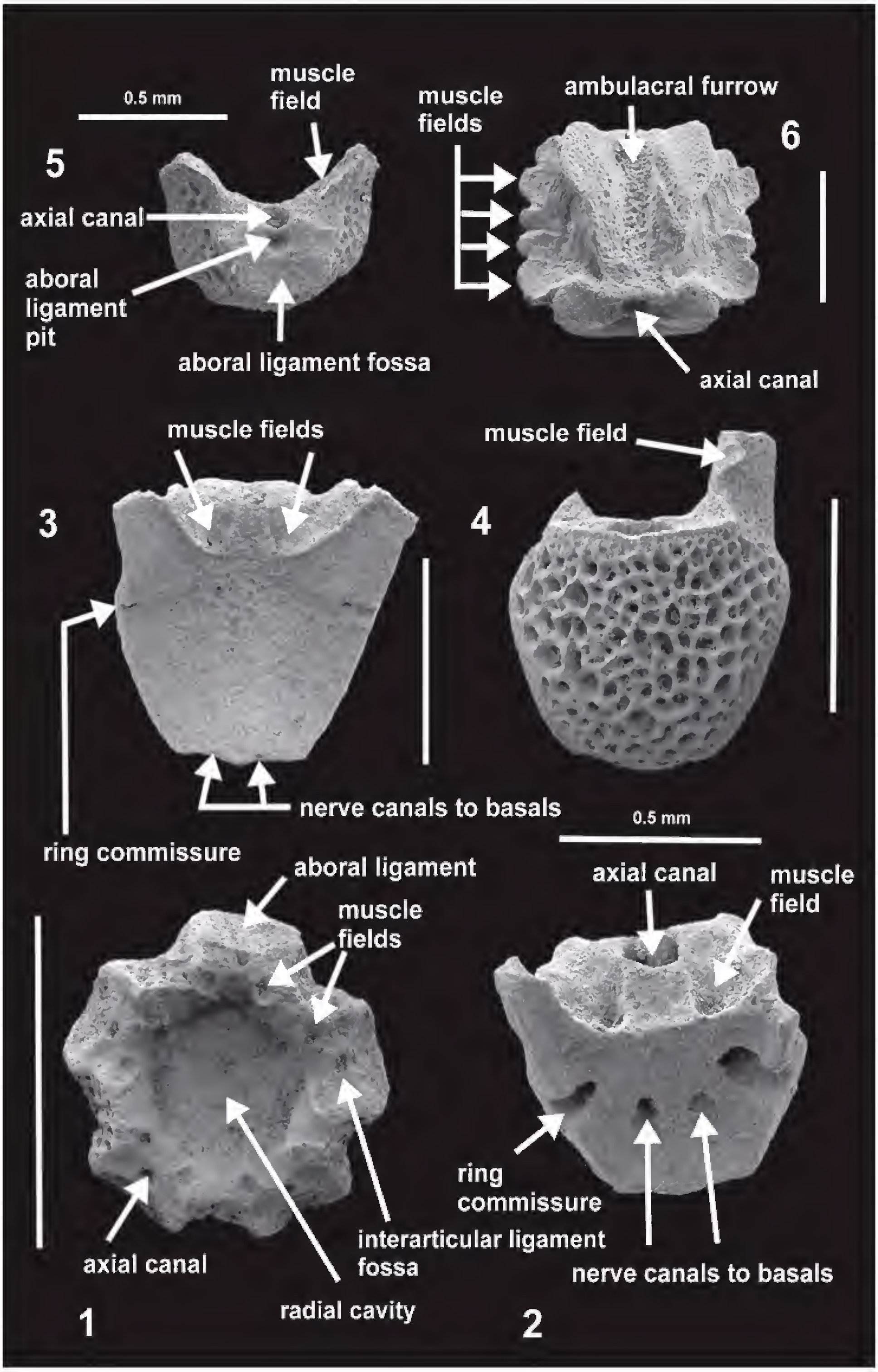

0.5 mm
5
muscle field
axial canal
aboral ligament pit
aboral ligament fossa
muscle fields
ambulacral furrow
6
axial canal
muscle fields
3
ring commissure
nerve canals to basals
muscle field
4
0.5 mm
aboral ligament
muscle fields
axial canal
radial cavity
interarticular ligament fossa
1
axial canal
muscle field
ring commissure
nerve canals to basals
2

Plate 2

Articulations (connections indicated by arrows) between radial and base of arms of *Crassicoma schattenbergi* Sieverts-Doreck & Hess n. g. n. sp., Lower Kimmeridgian.
Left side, lateral view of radial (R, slide 14, Stammberg, SMNS 64697), first primibrachial (IBr1, slide 17, Stammberg SMNS 64698) and second (axillary) primibrachial (IBr2 = IAx, slide 21, Stammberg, SMNS 64699).
Right side, IBr2 (slide 75, Michelsberg, SMNS 64719), two first secundibrachials (IIBr1, Stammberg; left, slide 37, SMNS 64696; right slide 34, SMNS 64701), second secundibrachial (IIBr2, slide 34, Stammberg, SMNS 64705), oblique lateral view of third secundibrachial (IIBr3, slide 34, Stammberg, SMNS 64722) and fourth secundibrachial (IIBr4, slide 36, Stammberg, SMNS 64723), proximal (slide 36, Stammberg, SMNS 64724) and distal view of IIBr4 (slide 36, Stammberg, SMNS 64725) (Photographs Mathys). For a discussion on the position of IIBr1 and IIBr2 see text.
pr = proximal, di = distal. – Scale bars = 1 mm.

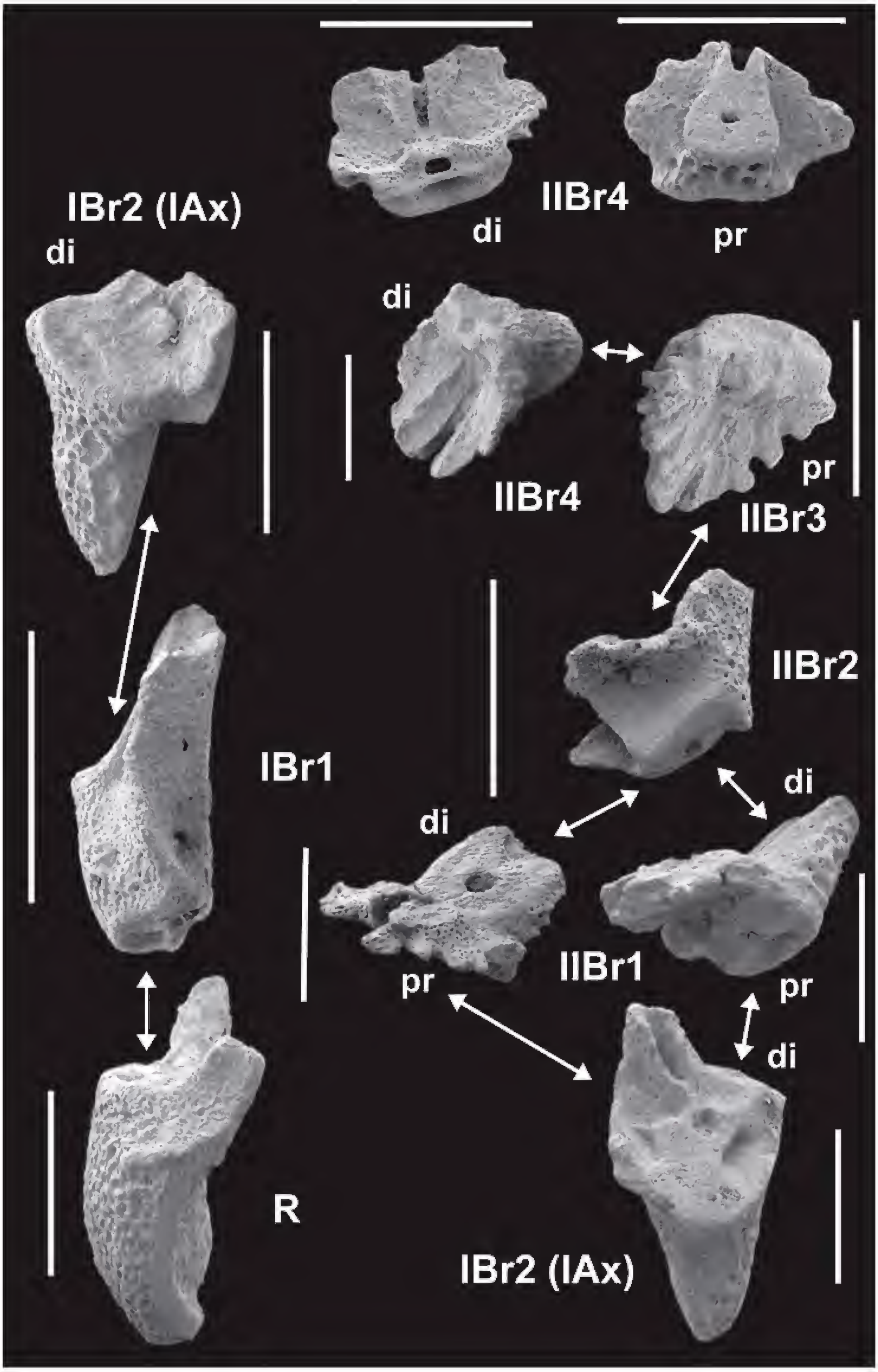

IIBr4
di
pr
IBr2 (IAx)
di
di
IIBr4
pr
IIBr3
IIBr2
IBr1
di
di
IIBr1
pr
pr
di
R
IBr2 (IAx)

Plate 3

Crassicoma schattenbergi SIEVERTS-DORECK & HESS n. g. n. sp., Lower Kimmeridgian, Steige Neidlingen-Eckhof.

(1) Exterior view of radial (slide 46, SMNS 64726);
(2) interior view of radial with openings for ring commissure, the interradial processes are broken off, note dense inner and spongiform outer layer (slide 46, SMNS 64727);
(3) exterior/distal view of IBr1 (slide 48, SMNS 64728);
(4) interior/proximal view of IBr1 (slide 48, SMNS 64715);
(5) oblique proximal view of IIBr3 with bent muscular facet (other side is a synostosis) (slide 50, SMNS 64729);
(6, 7) lateral view (6) of IIBr1 or IIBr2 (according to SIEVERTS-DORECK, see text) with muscular facet at left and cryptosynarthrial proximal facet downward and exterior/distal view (7) with muscular facet (slide 49, SMNS 64730);
(8) distal facet of IIBr3 (synostosis) (slide 49, SMNS 64731);
(9) distal facet of another IIBr3 with synostosis (inverted position) (slide 49, SMNS 64732);
(10) exterior view of distal brachial with two muscular facets (slide 58, SMNS 64733).

(Photographs W. E. REIF, except Fig. 10 = MATHYS). – Scale bars = 1 mm.

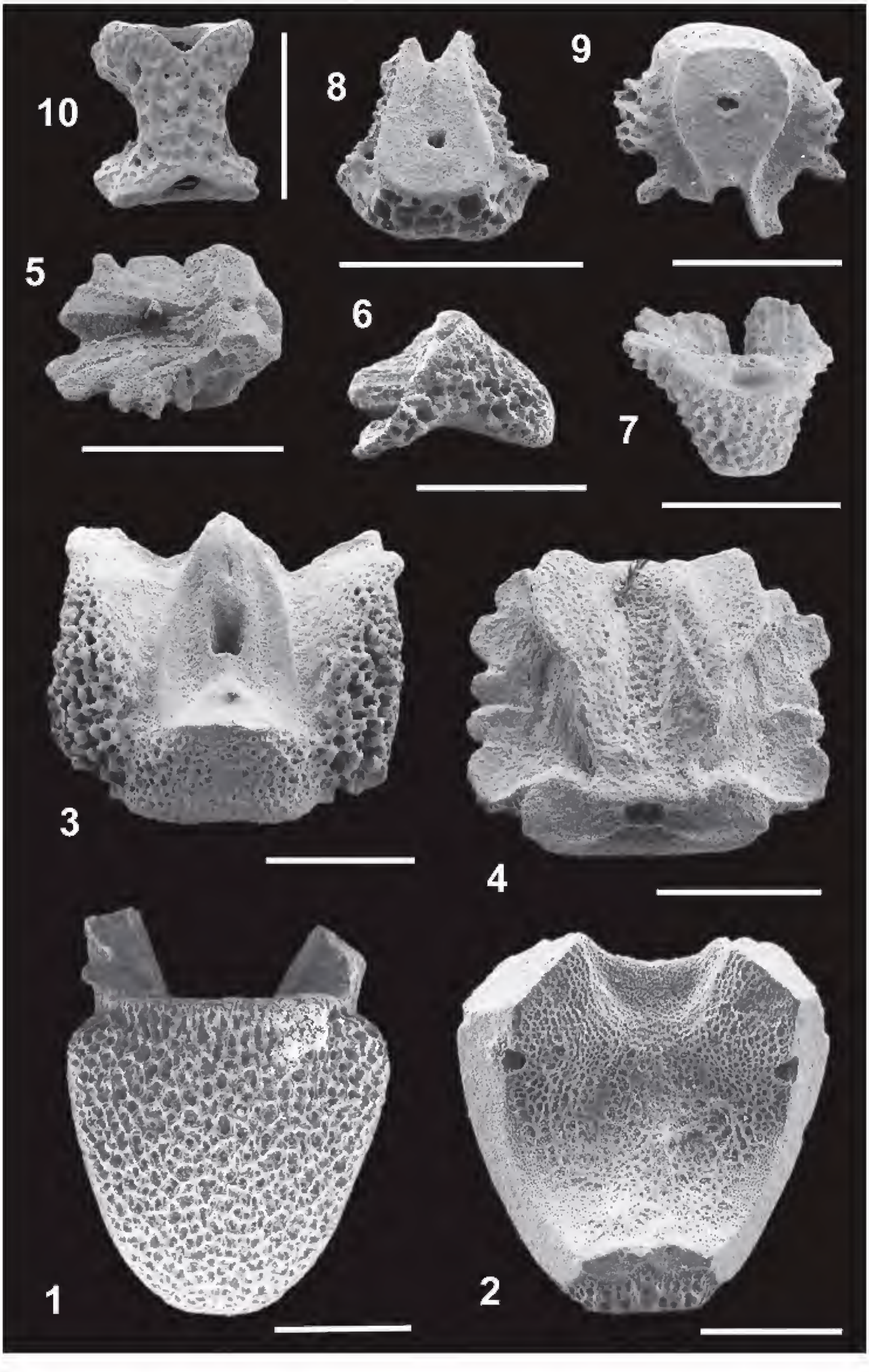

10
8
9
5
6
7
3
4
1
2

Plate 4

Crassicoma schattenbergi Sieverts-Doreck & Hess n. g. n. sp. (1–6, 12–16) and *Crassicoma* cf. *schattenbergi* (7–11).

(1) Cup, holotype (slide 1, Lower Kimmeridgian, Stammberg, SMNS 64734) (a) aboral view, (b) aboral/lateral view;
(2) cup, paratype (slide 2, Lower Kimmeridgian, Stammberg, SMNS 64735);
(3) thick-walled radial, paratype (slide 7, Lower Kimmeridgian, Stammberg, SMNS 64736) (a) exterior view, (b) interior view, (c) lateral view;
(4) basal circlet with centrale (that is missing in the holotype, fig. 1) (slide 74, Lower Kimmeridgian, Michelsberg, SMNS 64737) (a) aboral, (b) oral;
(5) exterior view of relatively narrow radial (slide 14, Lower Kimmeridgian, Stammberg, SMNS 64697), see also Fig. 7 and Pl. 2;
(6) thick-walled radial, paratype (slide 46, Lower Kimmeridgian, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64726) (a) exterior/distal view with interradial processes and their scalloped muscle fields, (b) lateral view.

(7) *Crassicoma* cf. *schattenbergi*, interior view of broken radial with nerve canals to basals (slide 69, Lower Kimmeridgian, Kornberg, SMNS 64740);
(8) thin radial (slide 60, Lower Kimmeridgian, Michelsberg, SMNS 64741), exterior view (a), interior view (b);
(9) relatively flat radial with one intact interradial process (slide 52, Lower Kimmeridgian, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64742) (a) exterior view, (b) interior view;
(10) lateral view of rather thin radial (slide 12, Lower Kimmeridgian, Stammberg, SMNS 64743);
(11) weakly sculptured first primibrachial (IBr1) of *Crassicoma* cf. *schattenbergi* (slide 17, Lower Kimmeridgian, Stammberg, SMNS 64698) (a) lateral view, (b) exterior/distal view, see also Textfig. 7 and Pl. 2.

(12) *Crassicoma schattenbergi*, (a) exterior/distal view, (b) interior/proximal view of IBr1 (slide 71, Lower Kimmeridgian, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64745);
(13) exterior/distal view of very broad IBr1 (slide 71, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64746);
(14) exterior/distal view of narrow (juvenile?) IBr1 (slide 71, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64747);
(15) second primibrachial (IBr2) (slide 21, Stammberg, SMNS 64692) (a) exterior/distal view, (b) interior/proximal view;
(16) third secundibrachial (IIBr3) (slide 50, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64748) (a) distal view, (b) proximal view.

(Photographs Hess). – Scale bars = 1 mm.

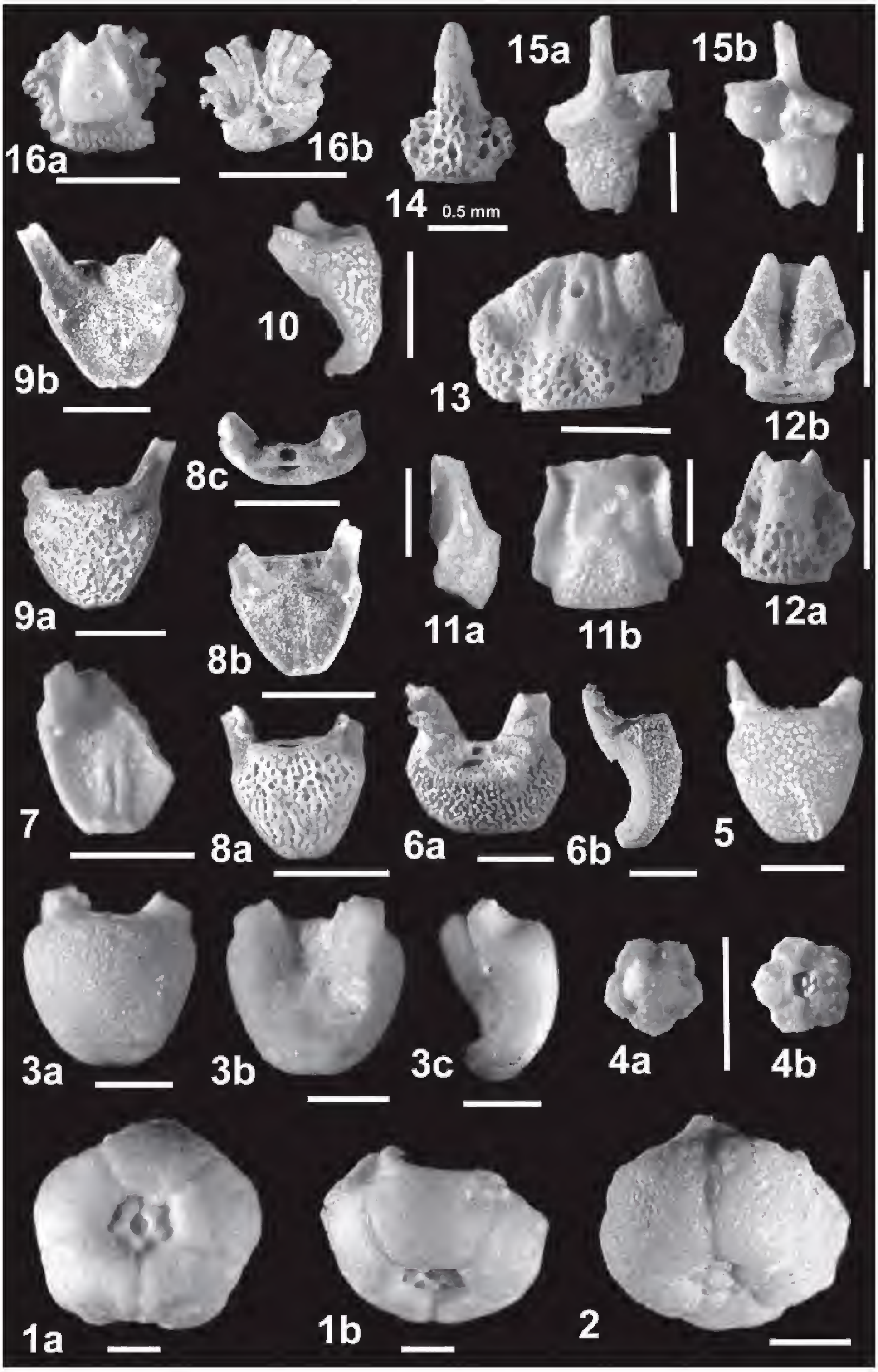

16a
16b
14
0.5 mm
15a
15b
9b
10
13
12b
8c
11a
11b
12a
9a
8b
7
8a
6a
6b
5
3a
3b
3c
4a
4b
1a
1b
2

Plate 5

Crassicoma schattenbergi n. g. n. sp. Sieverts-Doreck & Hess (Figs. 1–4, 10–27) and radials of *Crassicoma* cf. *schattenbergi* (Figs. 5–9), Lower Kimmeridgian.

(1, 2) Exterior view of IIBr2 (slide 49, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64749) and IIBr3 (slide 50, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64750);
(3, 4) lateral/interior view of IIBr2 (slide 49, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64751) and IIBr3 (slide 50, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64752);
(5) lateral/exterior view of radial (slide 69, Kornberg, SMNS 64753);
(6) exterior view of radial (slide 12, Lower Kimmeridgian, Stammberg, SMNS 64754);
(7) exterior view of radial (slide 60, Michelsberg, SMNS 64713);
(8) radial articular facet (slide 60, Michelsberg, SMNS 64755);
(9) interior view of radial (slide 12, Lower Kimmeridgian, Stammberg, SMNS 64756);
(10) exterior/distal view of IBr1 (slide 61, Kornberg, SMNS 64757);
(11) exterior/distal view of IBr2 (slide 62, Kornberg, SMNS 64758);
(12) oblique lateral view of IBr2 with preserved interradial process (slide 120, Michelsberg, SMNS 64759);
(13) proximal/lateral view of IIBr1 (slide 66, Kornberg, SMNS 64760);
(14) exterior/lateral view of strongly sculptured IIBr1(?) (slide 66, Kornberg, SMNS 64703, see also Textfig. 9);
(15) exterior/proximal view of IIBr1 (slide 66, Kornberg, SMNS 64762);
(16) distal view of IIBr2, right muscle field broken away (other side is a cryptosynarthry) (slide 49, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64763);
(17) proximal view of IIBr3, one scalloped muscle field broken away (other side is a synostosis) (slide 50, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64764);
(18) proximal view of IIBr3 (slide 65, Kornberg, SMNS 64765);
(19) distal view of IIBr3, synostosis (slide 65, Kornberg, SMNS 64766);
(20) interior view of distal brachial, ambulacral furrow and two muscular facets (slide 65, Kornberg, SMNS 64767);
(21) exterior/proximal or distal view of distal brachial (slide 65, Kornberg, SMNS 64768);
(22) oblique exterior/proximal view of distal brachial (slide 58, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64769);
(23) interior view of short distal brachial, with two muscular facets (slide 58, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64770);
(24) interior/distal view of IIBr3 with synostosis (slide 58, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64771);
(25) interior view of short distal brachial with muscular facets (slide 58, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64772);
(26) exterior view of distal brachial with pinnule facet (slide 55, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64773);
(27) oblique exterior view of distal brachial with pinnule facet, ambulacral furrow to the right (slide 43, Stammberg, SMNS 64774).

(Photographs Mathys). – Scale bars = 1 mm.

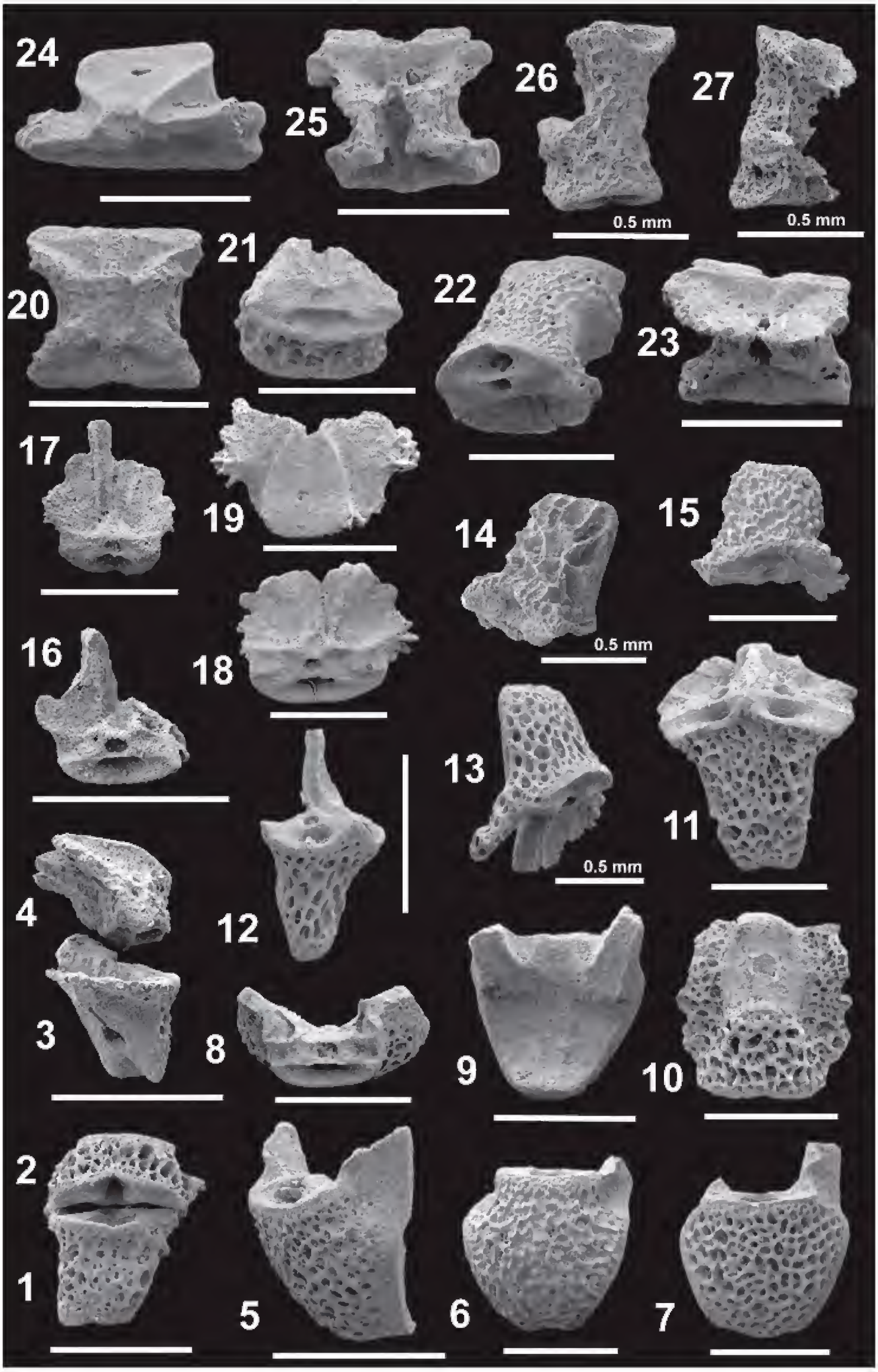

24
25
26
0.5 mm
27
0.5 mm
20
21
22
23
17
19
14
0.5 mm
15
16
18
13
0.5 mm
11
4
12
3
8
9
10
2
1
5
6
7

Plate 6

Crassicoma praeschattenbergi SIEVERTS-DORECK & HESS n. g. n. sp., Lower Kimmeridgian.

(1) Exterior view of radial, paratype (slide 130, Himmelreich, SMNS 64775);
(2) interior view of radial, paratype (see also Pl. 1, fig. 2) (slide 130, Himmelreich, SMNS 64711);
(3) interior/distal view of radial to show the deep muscle fields (slide 131, Himmelreich, SMNS 64776);
(4) radial, holotype (slide 146, Himmelreich, SMNS 64777) (a) exterior/distal view, (b) exterior view, (c) interior view, note notches for basals;
(5) radial (slide 138, Michelsberg, SMNS 64778) (a) exterior view, (b) interior view;
(6) radial with broad interradial process (slide 130, Himmelreich, SMNS 64779) (a) exterior view, (b) interior view;
(7) IBr1 (slide 147, Himmelreich, SMNS 64780) (a) interior view, (b) exterior view;
(8) IBr1 (slide 132, Himmelreich, SMNS 64781) (a) interior view, (b) exterior view;
(9) oblique interior/proximal view of IBr1 (slide 131, Himmelreich, SMNS 64782) and
(10) matching oblique interior/proximal view of IBr2 (slide 131, Himmelreich, SMNS 64783);
(11) proximal/interior view of IIBr2 with cryptosynarthry (slide 131, Himmelreich SMNS 64784);
(12) distal view of IIBr3 with narrow synostosis (slide 131, Himmelreich, SMNS 64785);
(13) proximal view of IIBr1 (?) of *Crassicoma praeschattenbergi* or *Crassicoma subornata* (slide 131, Himmelreich, SMNS 64786);
(14, 15) distal brachials with muscular facets (slide 131, Himmelreich, SMNS 64787–64788) (14) exterior, (15) interior view.

(Photographs Mathys, except Figs. 4–8 = HESS). See text for assignment of brachials. – Scale bars = 1 mm.

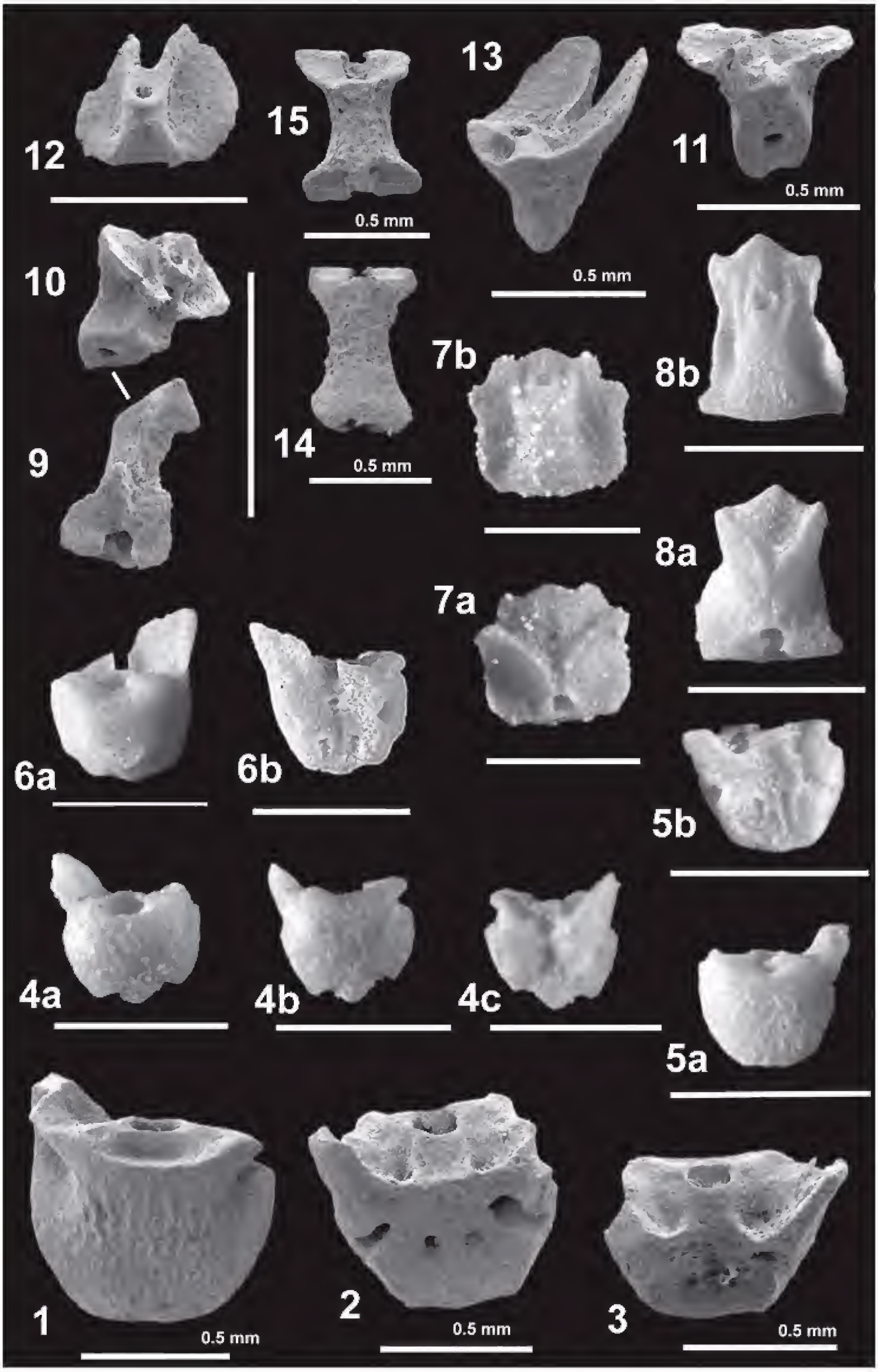

12
15
0.5 mm
13
0.5 mm
11
0.5 mm
10
9
14
0.5 mm
7b
8b
8a
7a
6a
6b
5b
4a
4b
4c
5a
1
0.5 mm
2
0.5 mm
3
0.5 mm

Plate 7

Crassicoma subornata SIEVERTS-DORECK & HESS n. g. n. sp., Lower Kimmeridgian.

(1–8) Radials.
(1) Exterior view (slide 137, Michelsberg, SMNS 64788);
(2) holotype, exterior view (slide 137, Michelsberg, SMNS 64789);
(3) exterior view of paratype with intact interradial processes (slide 128, Hochalb, SMNS 64790);
(4) interior view (slide 137, Michelsberg, SMNS 64791);
(5) exterior view (slide 114, Michelsberg, SMNS 64792);
(6) interior view of paratype with lower margin notched for basals (slide 114, Michelsberg, SMNS 64712);
(7) interior view of small, narrow radial (slide 139, Hardtberg, SMNS 64793);
(8) radial articular facet (slide 143, Hochalb, SMNS 64794).
(9–23) Brachials.
(9) Exterior/distal view of IBr1, paratype (slide 132, Himmelreich, SMNS 64795);
(10) interior/proximal view of IBr2 (slide 127, Hochalb, SMNS 64796);
(11) interior/proximal view of IBr1 with muscle fields partly broken away (slide 126, Hochalb, SMNS 64797);
(12) interior/proximal view of narrow IBr2 (slide 133, Himmelreich, SMNS 64798);
(13) exterior/distal view of IBr2, paratype (slide 133, Himmelreich, SMNS 64799);
(14) proximal view of IIBr2 (slide 134, Himmelreich, SMNS 64800);
(15) proximal view of IIBr2 with one muscle field broken away (slide 117, Michelsberg, SMNS 64801);
(16) proximal view of IIBr3 (other side is a synostosis) (slide 117, Michelsberg, SMNS 64802);
(17) oblique distal view of IIBr1 (slide 117, Michelsberg, SMNS 64803);
(18) proximal view of IIBr3 (other side is a synostosis) (slide 126, Hochalb, SMNS 64804);
(19) distal view of IIBr3 with synostosis (slide 126, Hochalb, SMNS 64805);
(20) interior/distal view of IIBr3 with synostosis (slide 117, Michelsberg, SMNS 64806);
(21) exterior view of distal brachial, possibly another species of *Crassicoma* because of the more sculptured surface (slide 117, Michelsberg, SMNS 64807);
(22) interior view of brachial (slide 117, Michelsberg, SMNS 64808);
(23) exterior view of brachial (slide 117, Michelsberg, SMNS 64809).

(Photographs MATHYS). – Scale bars = 1 mm (unless indicated otherwise).

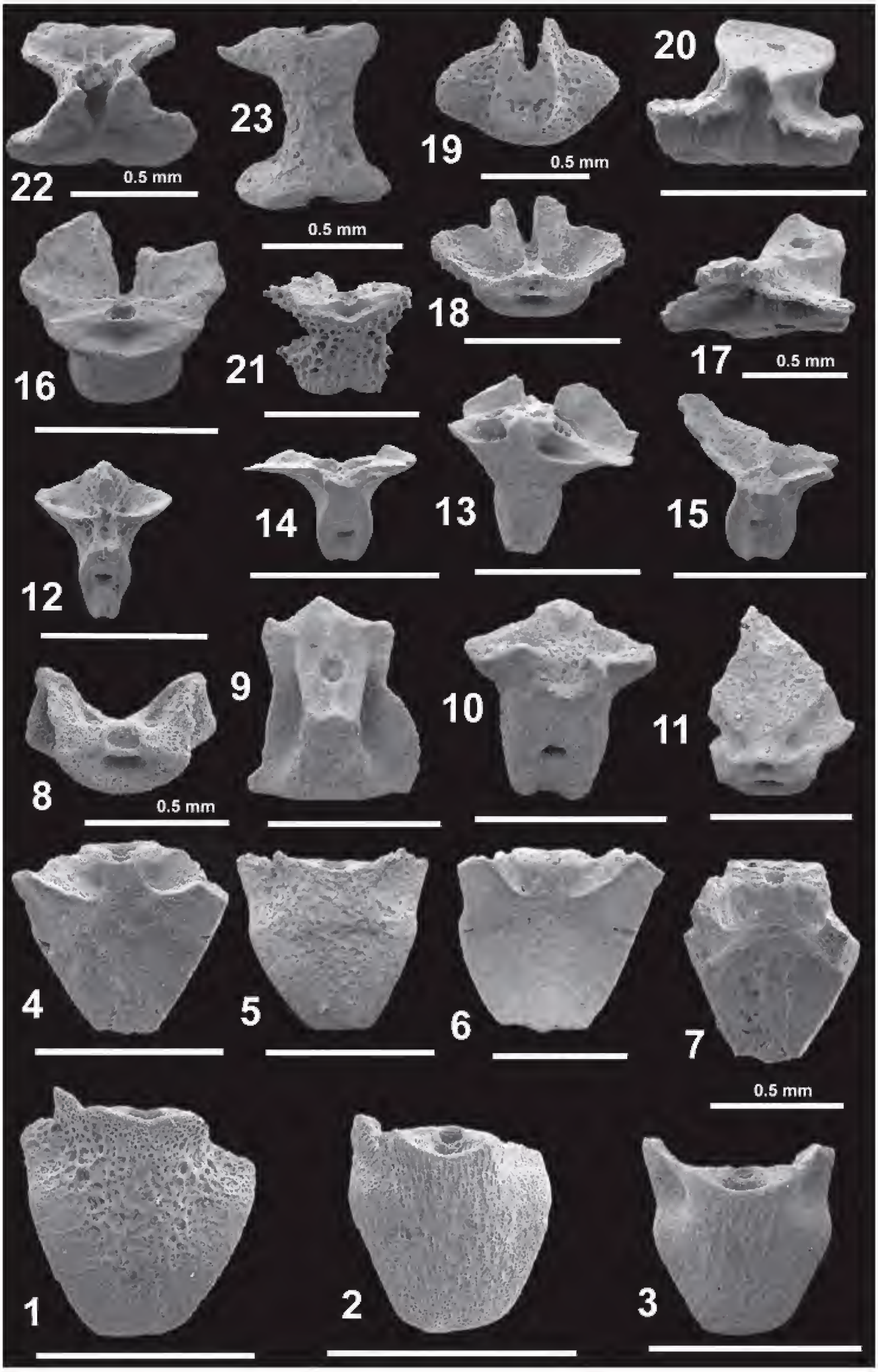

22
0.5 mm
23
0.5 mm
19
0.5 mm
20
16
21
18
17
0.5 mm
12
14
13
15
8
0.5 mm
9
10
11
4
5
6
7
0.5 mm
1
2
3

Plate 8

Crassicoma feifeli Sieverts-Doreck & Hess n. g. n. sp., Lower Kimmeridgian.

(1) Cup, aboral view (slide 83, Beuren-Erkenbrechtsweiler, SMNS 64810);
(2) oral view of cup (see also Plate 1, Fig. 1), holotype (slide 83, Beuren-Erkenbrechtsweiler, SMNS 64710);
(3) lateral view of cup with interradial processes, paratype (slide 101, Hardtberg, SMNS 64811);
(4) oblique aboral view of cup with two radials missing, paratype, note basals partly fused with centrale (slide 91, Beuren-Erkenbrechtsweiler, SMNS 64812);
(5) oblique oral view of cup (slide 82, Beuren-Erkenbrechtsweiler, SMNS 64813);
(6) interior view of radial with two basals, note encroaching muscle fields (slide 105, Hardtberg, SMNS 64814);
(7) exterior view of radial, paratype (slide 99, Hardtberg, SMNS 64815);
(8) radial articular facet (slide 99, Hardtberg, SMNS 64714);
(9) oblique oral view of basal circlet (basal cone), the centrale is just visible at the bottom (slide 98, Beuren-Erkenbrechtsweiler, SMNS 64816);
(10) oblique interior view of IBr1 provisonally assigned to *C. feifeli*, note deep ambulacral furrow (slide 105, Hardtberg, SMNS 64817);
(11) exterior view of IBr2 provisonally assigned to *C. feifeli* (slide 111, Hardtberg, SMNS 64818).

(Photographs Mathys). – Scale bars = 1 mm (unless indicated otherwise).

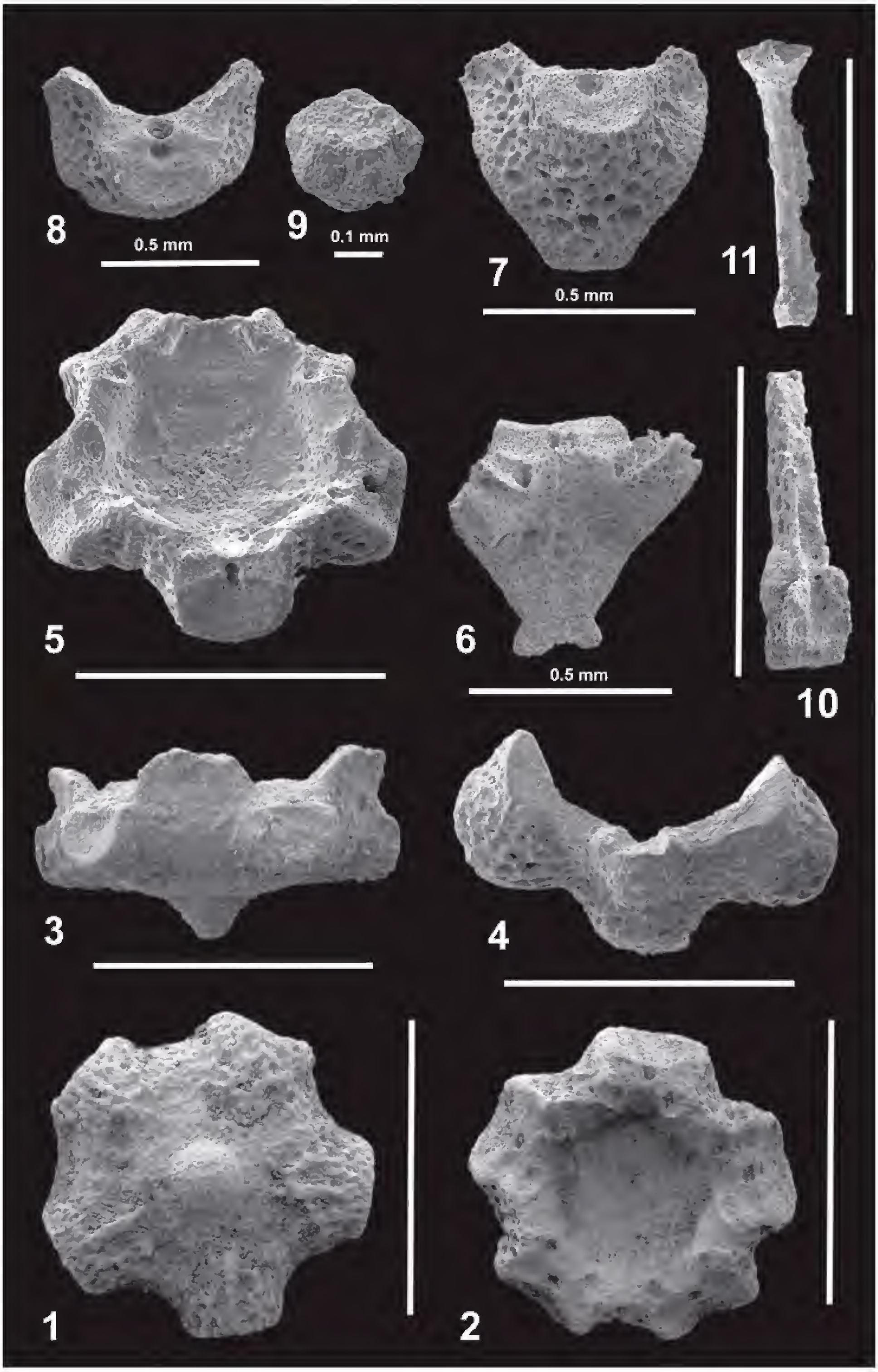

8
0.5 mm
9
0.1 mm
7
0.5 mm
11
5
6
0.5 mm
10
3
4
1
2

Plate 9

(1) *Crassicoma mayri* Sieverts-Doreck & Hess n. g. n. sp.; cup, holotype, Oxfordian, Würgau (slide 213, SMNS 64819) (a) aboral view, (b) lateral view (c) lateral/oral view, m = muscle field, aol = aboral ligament;
(2) *Crassicoma* cf. *mayri*, Lower Kimmeridgian, exterior view of radial (slide 148 Neidlingen-Eckhof, SMNS 64820);
(3) *Crassicoma feifeli* Sieverts-Doreck & Hess n. g. n. sp., Lower Kimmeridgian, aboral view of cup with ring of fused basals, centrale missing (slide 83, Beuren-Erkenbrechtsweiler, SMNS 64821).

Saccocoma quenstedti Sieverts-Doreck & Hess n. sp., Lower Kimmeridgian (4–7).
(4) Exterior view of IBr2 (slide 171, Neidlingen-Eckhof, SMNS 64822);
(5) proximal/interior view of IBr2 (slide 177, Hardtberg, SMNS 64823);
(6) proximal/exterior view of axillary brachial (IBr2?) with Schwimmplatte (broken away on left side (slide 165, Bossler, SMNS 64824);
(7) part of a radial with lateral processes (m = muscular facet), (slide 157, Bossler, SMNS 64825) (a) aboral view, (b) distal (oral) view.

Saccocoma cf. *tenella* (Goldfuss), Upper Kimmeridgian, Tailfingen-Neuweiler (8–13).
(8) Exterior view of radial (articular facet broken off) (slide 194, SMNS 64826);
(9) exterior view of upper part of radial with articular facet (slide 194, SMNS 64827);
(10) small radial (slide 192, SMNS 64828) (a) exterior view, (b) interior view;
(11) radial (slide 194, SMNS 64829) (a) exterior view, (b) interior view;
(12) IBr2 (slide 193, SMNS 64830) (a) exterior view, (b) interior/proximal view;
(13) exterior (a) and interior (b) view of brachial with one preserved Schwimmplatte, note dense stereom extending from the body and transparent stereom at the margin, the lower (proximal) facet (13b) is a cryptosynarthry (slide 195, SMNS 64831.)

(Photographs Hess = 1, 7, 10–13, Mathys = 2–6, 8, 9). – Scale bars = 1 mm.

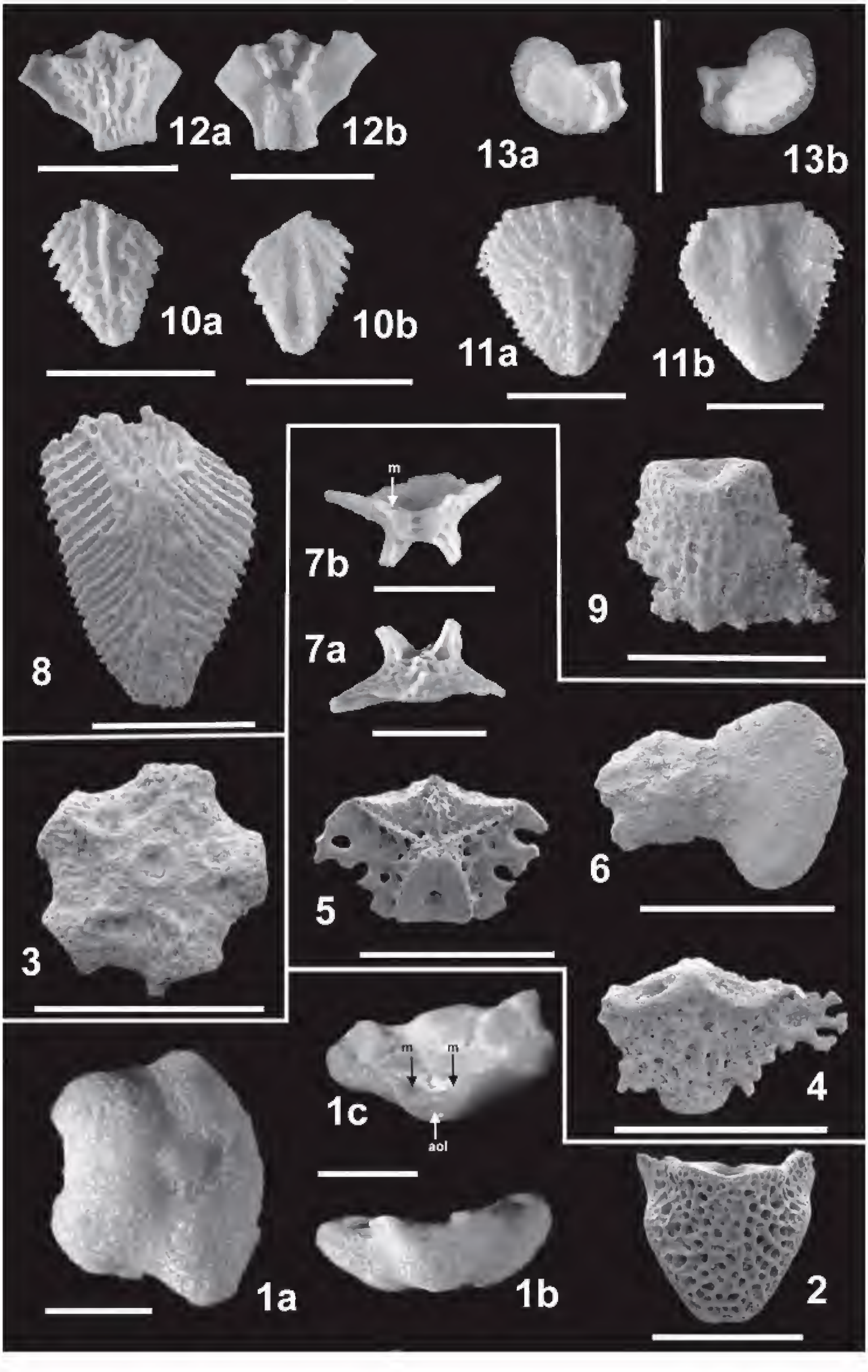

12a
12b
13a
13b
10a
10b
11a
11b
8
m
7b
7a
9
3
5
6
m
m
1c
aol
4
1a
1b
2

Plate 10

Saccocoma quenstedti Sieverts-Doreck & Hess n. sp., Lower Kimmeridgian.

(1) Oblique aboral view of cup, holotype (slide 151, Bossler, SMNS 64832);
(2) exterior view of radial, paratype (slide 153, Bossler, SMNS 64833);
(3) interior view of radial, paratype (slide 154, Bossler, SMNS 64834);
(4) distal view of broken radial with intact processes (slide 157, Bossler, SMNS 64835);
(5) distal view of broken radial with intact processes (slide 157, Bossler, SMNS 64836);
(6) distal/lateral view of broken radial with intact processes (slide 155, Bossler, SMNS 64837);
(7) oral view of cup with partly preserved lateral processes (slide 150, Bossler, SMNS 64838);
(8) exterior/distal view of secundibrachial with partly preserved lateral wings (slide 178, Hardtberg, SMNS 64839);
(9) exterior view of secundibrachial with muscular facets at both ends and partly preserved lateral flange on one side (slide 178, Hardtberg, SMNS 64840);
(10–16, SMNS 64841–64847) secundibrachials in lateral (10–12, 14–16) and proximal/interior view (13) with bent muscular facet and ambulacral furrow, brachials have a bent muscular facet at the lower (proximal?) end and a sloped cryptosynarthrial or synostial facet at the upper (distal) end, (10, 11, 16: slide 188, Michelsberg; 12, 15: slide 177, Hardtberg; 13: slide 179, Hardtberg; 14: slide 182, Hardtberg).

(Photographs Mathys). – Scale bars = 1 mm (unless indicated otherwise).

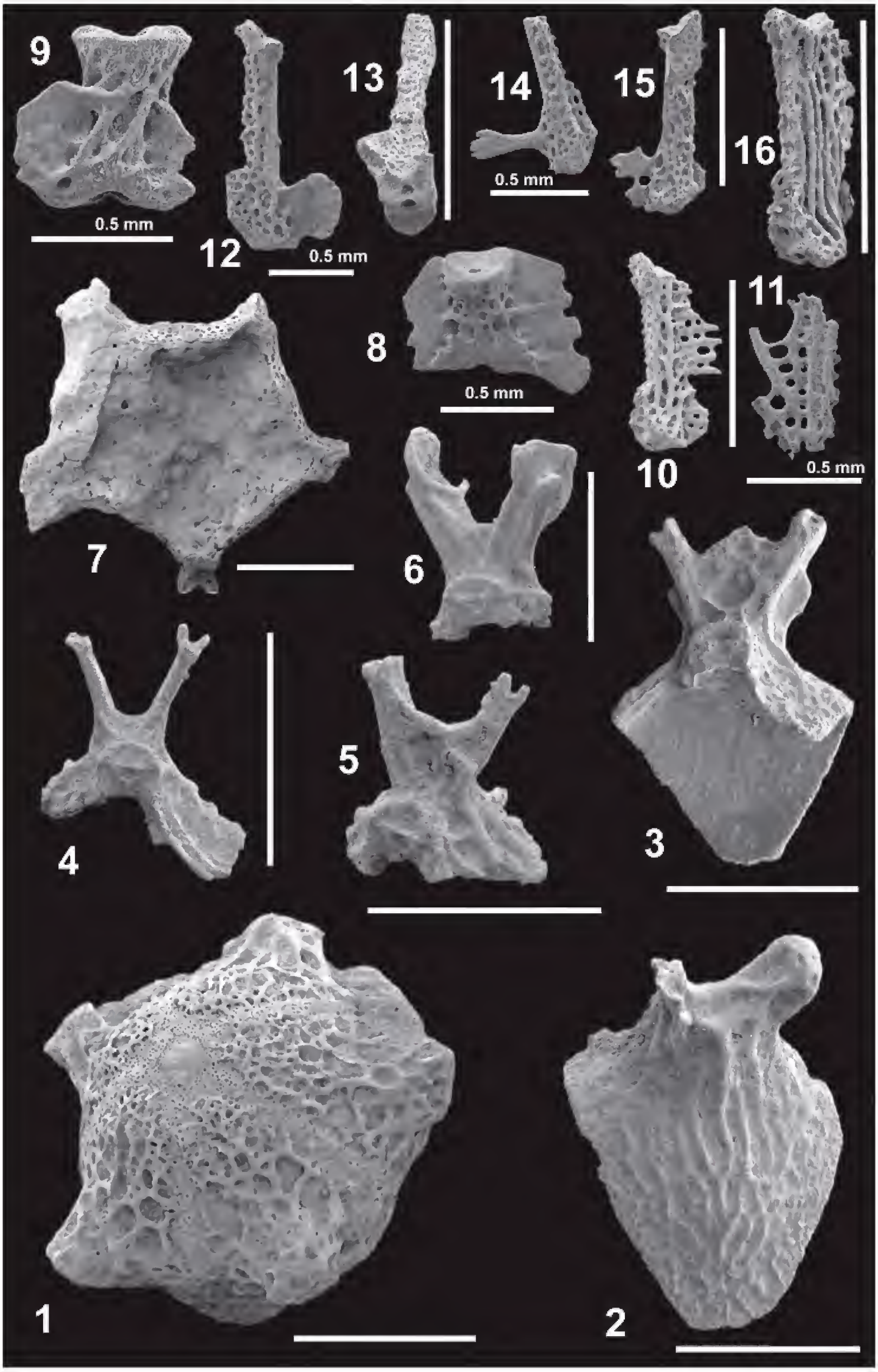
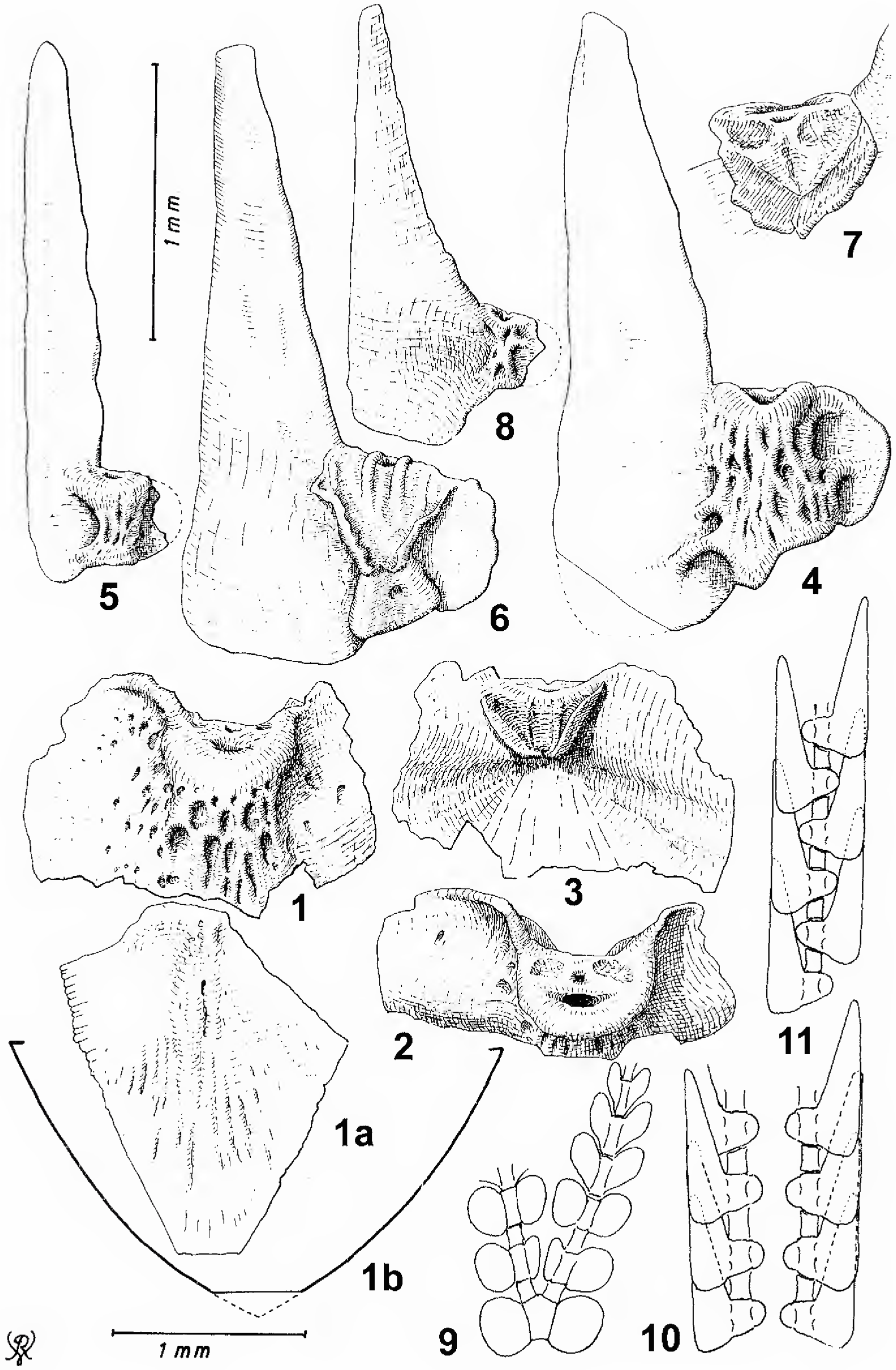

9
0.5 mm
12
0.5 mm
13
14
0.5 mm
15
16
8
0.5 mm
11
10
0.5 mm
7
6
4
5
3
1
2

Plate 11

Saccocoma longipinna Hess n. sp., Montbrand (Hautes-Alpes, France), Kimmeridgian/Tithonian boundary. Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (repository numbers in preparation, Decrouet & Proz, 2003).

(1) Part of radial with articular socket, (1a) outer surface of broken radial, (1b) schematic cross-section through cup;
(2) articular facet of radial;
(3) inner side of upper part of broken radial with V-shaped muscle fields;
(4) outer side of proximal brachial (IIBr1 or 2 or 3);
(5) outer side of proximal brachial (IIBr1 or 2 or 3);
(6) inner side of proximal brachial (IIBr1 or 2 or 3) with strongly sloping cryptosynarthry, holotype;
(7) oral view of muscular brachial articular facet;
(8) outer side of proximal brachial (IIBr2 or IIBr3);
(9) arrangement of proximal secundibrachials of *Saccocoma tenella* starting from IAx, winged brachials are interleaved with wingless brachials;
(10) hypothetical arrangement of ossicles of *S. longipinna* on two neighbouring arms;
(11) hypothetical arrangement of "right" and "left" winged brachials of *S. longipinna* alternating on one arm. Proximal end of ossicles is directed downward, distal end is directed upward.

Upper (vertical) scale bar (1 mm) for Figs. 4–8; lower (horizontal) scale bar (1 mm) for Figs. 1–3. – Copied from Verniory (1962b).


1 mm
1a
1b
1 mm

Appendix: List of material

Note. – As explained in Section 5 the assignment of first and second secundibrachials is problematic. Slides may include ossicles of other species, as indicated.

Crassicoma schattenbergi

Planula Zone, Stammberg

Slide **1**: one cup (holotype).
Slides **3**, **6**, **7**, **13**: radials (**3**: 2; **6**: 2; **7**: 3, **13**: 4).

Divisum Zone, Stammberg.

Slide **2**: one cup.
Slides **4**, **5**, **11**, **14**: radials (**4**: 1 radial + 1 brachial; **5**: 2; **9**: 3; **11**: 50; **14**: 6).
Slides **15-20**: IBr1 (**15**: 2; **16**: 10; **17**: 11; **18**: 1; **19**: 30; **20**: 21).
Slides **21-29**: IBr2 (IAx) (**21**: 2; **22**: 10; **23**: 4; **24**: 21; **25**: 13; **26**: 13; **27**: 5; **28**: 18; **29**: 5).
Slides **30-33**: IBr1 – juvenile (broad ossicles) or small (long) ossicles from other species (**30**: 4; **31**: 33; **32**: 37; **33**: 23).
Slides **34-41**: various brachials (**34**: IIBr1, 2, 3, one each; **35**: 23 proximal brachials with muscular articulation on both facets; **36**: 5 IIBr4 with synostosis/scalloped muscular articulations – in slide for "SEM original" (Reif) a similar brachial is assigned to IIBr3; **37**: 3 IIBr2 with cryptosynarthry/muscular articulations; **38**: 4 sturdy proximal secundibrachials with muscular/muscular articulations; **39**: 1 proximal Br; **40**: 7 brachials with synostosis/muscular articulations; **41**: 3 IBr1? with cryptosynarthry/muscular articulations;
Slides **42–45**: mostly dumb-bell shaped distal brachials with muscular/muscular articulations (**42**: 8; **43**: 9; **44**: 74; **45**: 6).

Hypselocyclum Zone, Steige Neidlingen–Eckhof

Slides **46**, **47**: radials and various brachials (includes "SEM originals", photographed by Reif) (**46**: 5 + 1 cf. *schattenbergi*; **47**: 1 + 6 cf. *schattenbergi*); **48**: 1 radial, 2 IBr1, **49**: 21 IIBr2; **50**: 34 IIBr3 with synostosis/muscular articulations; **51**: 4 IIBr4 with synostosis/muscular articulations).
Slides **53–55**: mostly dumb-bell shaped brachials (**53**: 138; **54**: 1; **55**: 594).
Slide **57**: 5 IBr1 + 3 IBr2; **71**: 24 IBr1.
Slides **56**, **58**: unsorted material (**58**: mainly *schattenbergi*).

Hypselocyclum Zone, Kornberg near Boll

Slide **59**: 5 radials; **61**: 63 IBr1; **62**: 7 IBr2; **63**: 20 brachials, unsorted; **64**: about 150 mostly dumb-bell shaped unsorted brachials, belonging to *schattenbergi*; **65**: 32 brachials, including IBr1, IIBr3 or IIBr4 with synostosis/muscular articulations; **66**: 36 unsorted brachials (IBr1, IIBr1, IIBr2, ?variety of *schattenbergi* and others); **67**: 27 IBr2.

Platynota Zone, Michelsberg

Slide **60**: 1 radial + 22 radials of cf. schattenbergi; **74**: 1 basal circlet with centrale; **75**: 16 IBr1 + 6 IBr2; **76**: 4 IBr1 + 2 IIBr1 or IIBr2 + 2 distal brachials + 1 radial of *feifeli*.

Crassicoma **cf.** ***schattenbergi*** (radials only)

Planula Zone, Stammberg

Slide **8**: 3; **12**: 7; **72**: 6.

Divisum Zone, Stammberg

Slide **10**: 1.

Hypselocyclum Zone, Steige Neidlingen–Eckhof

Slide **46**: 1; **47**: 6; **52**: 14; **148**: 18.

Platynota Zone, Michelsberg

Slide **60**: 22 (partly also cf. *subornata*).

Hypselocyclum Zone, Kornberg

Slide **59**: 11; **69**: 34 (could also be *subornata*).

Divisum Zone, Hardtberg

Slide **70**: 18 (possibly *subornata*).

Divisum Zone, Würgau

Slide **9**: 3.

Platynota Zone, Roggenmühle

Slide **73**: 3.

Crassicoma praeschattenbergi

Platynota Zone, Himmelreich near Bargau

Slide **130**: 29 radials; **131**: 83 radials + 5 IBr1 + one IBr2 + 3 distal brachials + 22 thinner radials (cf. *subornata*) **132**: 65 IBr1; **146**: 4 radials, **147**: one IBr1.

Platynota Zone, slopes of Michelsberg

Slide **138**: 4 radials, **147**: one IBr1.

Crassicoma subornata

Platynota Zone (clay facies), slopes of Michelsberg

Slides **112–115**: radials (thin-walled); **112**: 112 radials *feifeli* + one *schattenbergi* + 28 *subornata*; **113**: 6 radials; **114**: 4 radials; **115**: 16 radials; **116**: 7 IBr1; **117**: 50 brachials with synostosis/muscular and muscular/muscular articulation, muscular/muscular = dumb-bell shaped.
Slides **118–123** ("sp. sp." according to SIEVERTS-DORECK); **118**: 33 IBr1 (some may belong to *schattenbergi*); **119**: 48 IBr2; **120**: 55 IBr2; **121**: 54 proximal secundibrachials (mostly strongly sculptured = *schattenbergi*?, but some finely sculptured = *subornata*); **122**: one brachial (strongly sculptured, assignment doubtful; **123**: 50 unsorted brachials (mostly *subornata*).
Slide **137**: 17 radials (mostly rather robust and finely sculptured, some broad, shield-like); **138**: 39 radials (mostly cf. *subornata*, one = *praeschattenbergi*, 2 = cf. *schattenbergi*) + one IBr1.

Platynota Zone, Steige Beuren–Erkenbrechtsweiler

Slide **124**: 2 axillaries and 7 other brachials.

Platynota Zone (Clay facies), Hochalb near Auendorf

Slide **125**: 10 slender IBr1 with grooved outer surface; **126**: 13 IBr1 and brachials with synostosis/muscular articulation, outer surface reticulate (possibly *schattenbergi*); **127**: 24 IBr2.
Slides **128, 129**: ("sp. sp" according to SIEVERTS-DORECK). **128**: 33 radials (9 = *subornata*, 11 = *feifeli*, 13 = cf. *schattenbergi*); **129**: about 50 unsorted brachials (some *subornata* but mostly reticulate, some with pinnule sockets = cf. *schattenbergi*).
Slide **143**: 34 radials (one = *praeschattenbergi*).

Platynota Zone, Himmelreich near Bargau

Slide **132**: 66 slender IBr1 (may be partly *praeschattenbergi*); **133**: 68 IBr2; **134**: 28 IIBr(1 or 2); **135**: 128 finely sculptured brachials, mostly dumb-bell shaped, some with pinnule sockets; **136**: about 600 brachials, unsorted with regard to position on arm (similar to 135).

Divisum Zone, Hardtberg

Slide **139**: 70 radials + 2 IBr2 + 4 secundibrachials; **140**: + one radial + 23 IBr1 + 24 IBr2 + 19 distal brachials; **141**: 27 radials (mostly broken) + 15 IBr1 + 28 IBr2 + 89 distal brachials (18 with pinnule socket); **142**: one IBr1.

Hypselocyclum Zone, Kornberg near Boll

Slide **144**: one radial (robust, finely sculptured) + one secundibrachial; **145**: one brachial (strongly dumb-bell shaped, "*Saccocoma* sp.").

Crassicoma feifeli

Acanthicum Zone, Steige Beuren–Erkenbrechtsweiler

Slides **82-97**: cups (**82**: 10; **83**: 19; **84**: 6; **85**: 28; **86**: 15; **87**: 1; **88**: 2; **89**: 1; **90**: 1; **91**: 5: **92**: 11; **93**: 12; **94**: 3; **95**: 3; **96**: 53; **97**: 43).
Slide **98**: 5 radials + isolated basal cone.

Divisum Zone, Hardtberg near Reichenbach

Slides **99–106, 110**: cups and radials, some brachials of doubtful assignment (**99**: 8 cups + 37 radials; **100**: 5 cups + 9 partial cups + 3 radials; **101**: one cup + one IBr1; **102**: 2 cups + 57 radials; **103**: 65 radials; **104**: unsorted radials + IBr1 + distal brachials of *feifeli* and *schattenbergi*; **105**: one cup + 6 IBr1 + one IBr2, part of the brachials may belong to *quenstedti*; **106**: 4 cups; **110**: one cup).

Hypselocyclum Zone, Steige Neidlingen–Eckhof

Slide **107**: 89 radials; **108**: 25 radials (thinner than normal, variety?); **111**: one IBr2, probably belonging to *feifeli*.

Divisum Zone, Stammberg near Peulendorf

Slide **109**: 2 cups.

Platynota Zone (Clay facies), slopes of Michelsberg

Slide **112**: 112 radials *feifeli* + one *schattenbergi* + 28 *subornata*.

Crassicoma mayri

Slide **213**: one cup from Würgau (Bimammatum Zone).

Crassicoma cf. *mayri*

Lacunosamergel Formation, Steige Neidlingen–Eckhof

Slide **148**: 18 radials (relatively narrow, outer surface reticulate-pitted, interradial process).

Saccocoma quenstedti

Acanthicum Zone (spongiolithic facies), Bossler

Slide **149**: one cup; **150**: one partial cup; **151**: 5 cups; **152**: 4 cups; **153**: 57 broken radials; **154**: 3 broken radials; **155**: 98 broken radials; **156**: 17 broken radials; **157**: 16 broken radials + 7 brachials; **158**: 2 radials; **159**: 4 broken radials; **160**: 11 mostly broken radials; **161**: 72 mostly broken radials; **162**: 88 mostly broken radials; **163**: about 700 broken radials; **164**: 11 brachials (Schwimmplatten); **165**: 2 brachials (Schwimmplatten).

Divisum Zone, large quarry, Steige Neidlingen–Eckhof

Slide **166**: 4 cups; **167**: one cup; **168**: 5 broken radials; **169**: 6 broken radials; **170**: 10 broken radials + 8 brachials + 3 radials of *Crassicoma* sp., cf. *subornata*; **171**: 12 brachials; **172**: one brachial; **173**: 24 mostly distal brachials; **174**: 10 mostly distal brachials.

Divisum Zone (spongiolithic facies), Hardtberg

Slide **175**: 2 broken radials + 29 mostly proximal brachials; **176**: 7 broken radials + 30 mostly proximal brachials; **177**: 3 broken radials + 42 proximal and distal brachials; **178**: 75 mostly distal brachials; **179**: 102 mostly distal brachials; **180**: 14 brachials, (one axillary), perhaps belonging to *Crassicoma feifeli*; **181**: one brachial, possibly *C. feifeli*; **182**: 6 brachials with aboral process.

"Malm γ3" (Divisum Zone), Stammberg near Peulendorf

Slide **183**: one probably juvenile cup without distinct processes; **184**:2 cups.

Acanthicum Zone, Steige Burladingen–Stetten ("tief")

Slide **185**: 18 broken radials + one brachial.

Acanthicum Zone, Steige Beuren–Erkenbrechtsweiler

Slide **186**: 3 radials.

Hypselocyclum Zone (Clay facies), Kornberg near Boll

Slide **187**: 8 broken radials + 8 brachials (Schwimmplatten).

Platynota Zone (Clay facies), slopes of Michelsberg

Slide **188**: 79 mostly long brachials + 2 long axillaries.

Platynota Zone, Hochalb near Auendorf

Slide **189**: one broken radial + one brachial (Schwimmplatten) + one long distal brachial; 190: 5 broken radials + 23 brachials (Schwimmplatten).

Platynota Zone, Steige untere Roggenmühle near Geislingen

Slide **191**: (Coll. J. SCHMIDT 1946): 8 broken radials, 20 brachials (mostly with Schwimmplatten).

Saccocoma cf. *tenella*

Untere Felsenkalke Formation (Eudoxus Zone) quarry at the upper end of the Steige from Tailfingen (Kreis Balingen) to Neuweiler

Slide **192**: 40 broken radials + one IBr2 + one brachial; **193**: 30 brachials with Schwimmplatten (8 axillaries); **194**: 22 mostly broken radials + 7 brachials; **195**: about 17 broken radials + 115 brachials (with Schwimmplatten) + about 92 distal, elongate brachials + one centrale.

Unclassified ossicles

The following material has been sorted by SIEVERTS-DORECK only to a very limited degree.
Slide **196**: Divisum Zone, Steige Beuren-Erkenbrechtsweiler; numerous radials and brachials of several species.
Slide **197**: Platynota Zone, untere Roggenmühle near Geislingen; numerous brachials (IBr1, IAx, IIBr)
Slide **198**: Platynota Zone (Clay facies), Himmelreich near Bargau; one broken radial of *S. quenstedti*), other crinoid ossicles, ophiuroids.
Slide **199**: Hybonotum Zone, Steige Urach–Sirchingen; part of a cup, possibly belonging to *C. feifeli*
Slides **200-203**: Lacunosamergel Formation, Hardtberg; **200**: numerous radials, primibrachials and secundibrachials, cf. *schattenbergi* and *subornata*; **201**: numerous mostly distal brachials (SIEVERTS-DORECK: "upper γ [=Divisum Zone], Hardtberg near Reichenbach"); **202**: ophiuroids and some saccocomids (SIEVERTS-DORECK: "lower γ" [= Platynota Zone]); **203**: mainly isocrinid brachials, only a few saccocomids (SIEVERTS-DORECK: "lowermost γ" [=Platynota Zone]).
Slides **204**, **205**: Platynota Zone (Clay facies), slopes of Michelsberg; **204**: numerous secundibrachials (dumb-bell shaped), some ophiuroids; **205**: some elongate brachials, one axillary.
Slide **206**: Hypselocyclum Zone, Steige Neidlingen–Eckhof; various echinoderms (ophiuroids, numerous saccocomid brachials), foraminifera.
Slides **207–209**: Hypselocyclum Zone (Clay facies), Kornberg near Boll; **207**: one elongate IBr1; **208**: one elongate IBr1; **209**: one elongate IAx.
Slides **210**, **211**: Divisum Zone, Bruch Höllein, Würgau; **210**: 10 elongate brachials (SIEVERTS-DORECK: "sp. C"); **211**: one IAx (SIEVERTS-DORECK: "sp. D").
Slides **212**, **213**: "Malm α2" Bimammatum Zone, Würgau; **212**: 8 elongate brachials ("sp. D").

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen